ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 69

12

ДЕКАБРЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1984

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. Л. Т...кина*. Техн. ческ... й редактор *Г. А. Смирнова*.
Корректоры *Бова Л. М.* и *...иевлова Л. А.*

Сдано в вабор 7.09.84. Подписано к печати 5.12.8... ...-31054. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. П... ...высокан. Усл. печ. л. 12.6.
Усл. кр.-отт. 1...13. Уч.-изд.-л. 15.40. ...аж 2195. Тип. зак. 1884.

Издательс... «Наука», Ленинградское отделение. 19... Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журна... ... 218-36-12

...ского З... ...вая типография издательства «Наука»,
...Ленинград... ...я линия, 12

УДК 539.22 : 631.175

И. В. Карманова, Н. А. Ильина

СВЯЗЬ МЕЖДУ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРОЙ И ПРОДУКЦИЕЙ НА РАЗНЫХ УРОВНЯХ ОРГАНИЗАЦИИ (ОСОБЬ, ЯРУС, СООБЩЕСТВО)

I. V. KARMANOVA, N. A. ILYINA. THE RELATIONSHIP BETWEEN SPATIAL STRUCTURE AND PRODUCTION AT DIFFERENT LAYERS OF ORGANIZATION (INDIVIDUAL, STRATUM, COMMUNITY)

Описана взаимосвязь структуры и функции на разных иерархических уровнях особь—ярус—сообщество. Связь между годичной продукцией ΔP и массой особи P от травянистых до древесных видов описывается степенной зависимостью $\Delta P = 0.3835 P_{особи}^{0.75900}$, между поверхностью особи и годичной продукцией — линейным соотношением $\Delta P = 0.07364 S + 0.83042$. Это — свидетельство увеличения интенсивности обмена с уменьшением массы тела, тогда как уровень метаболизма на единицу поверхности приблизительно одинаков у всех рассматриваемых жизненных форм. В пределах яруса получена зависимость между размером особи и густотой произрастания растений ρ: $P_{особи} = 1\ 235\ 600\ \rho^{-1.38104}$, в пределах многоярусного сообщества численность особей (побегов) от верхнего яруса к нижнему возрастает по экспоненте.

Пространственной структуре сообщества присуща значительная статистическая неопределенность (в одних и тех же условиях структура лесного сообщества может сильно различаться по числу ярусов, видовому составу, обилию тех или иных видов и т. д.). Сложность и неопределенность изучаемой системы обусловливают трудность ее количественного описания. Одна из характерных черт структуры сообщества — распределение растений по вертикали, т. е. ярусность. Критерием выделения яруса в сообществе является его морфологическая выраженность — ярусы образованы одной или несколькими сходными жизненными формами (ЖФ) и связаны с определенной экологической нишей (Работнов, 1978). Каждый ярус в фитоценозе дополняет другой в использовании местообитания, это способствует уменьшению конкуренции между видами и обеспечивает более полное использование среды. Представление о сообществе как совокупности ярусов дает возможность охарактеризовать не только особенности его пространственной структуры, но и проследить изменение жизнедеятельности на разных уровнях организации ценоза.

В сообществе прослеживается следующая иерархическая цепочка: особь—ярус (совокупность особей сходных жизненных форм) — сообщество (совокупность ярусов). С повышением уровня организации рассматриваемых структур (от особи к сообществу) ослабевает связь между структурой и функцией, т. е. повышается статистическая неопределенность системы.

Описание ценоза как совокупности ярусов, сложенных сходными ЖФ, позволяет (с некоторой степенью огрубления) рассматривать сообщество как детерминированную систему. Это оказывается возможным благодаря тому, что за исходную единицу сообщества принимается ЖФ, которой присущи тесная связь между структурой и продукцией и сохранение геометрического подобия (Кофман, 1981) в процессе роста. Эти два постулата позволяют количественно описать некоторые взаимосвязи между структурой и функцией исследуемых ЖФ.

Переход к анализу яруса как следующей иерархической ступени не представляет особой сложности, поскольку характер жизнедеятельности яруса определяется особенностями структуры и продукционной деятельности слагающих его ЖФ. Анализ сообщества как системы ярусов, конечно, является условным, поскольку на этом уровне иерархии жесткость взаимосвязей между структурой сообщества и его функцией не очень высока. Однако описания морфофункциональных особенностей отдельных ярусов позволяют вывести закономерности вертикальной дифференциации сообществ и оценить изменение продуктивности при варьировании ярусной структуры сообщества. При таком подходе мы характеризуем не все аспекты взаимосвязей структуры и функции, например не затрагивается третья компонента этой триады — среда (последняя учитывается только косвенно через изменение структуры ЖФ).

Взаимосвязи между структурой и продукцией основных ярусов рассматривали на примере сосняков с липой (опытное Серебряноборское лесничество), анализировали данные, полученные при детальных обследованиях пяти пробных площадей. В древесном ярусе выделяются три подъяруса: первый образован сосной *Pinus sylvestris* L. высотой 29—31 м, второй и третий — липой *Tilia cordata* Mill. высотой 22—27 и 10—15 м. Ярус подлеска из рябины *Sorbus aucuparia* L. и лещины *Corylus avellana* L. хорошо выражен; в травяно-кустарничковом ярусе господствуют кислица *Oxalis acetosella* L., сныть *Aegopodium podagraria* L., ландыш *Convallaria majalis* L., проективное покрытие травостоя 50—60%. Таким образом, в сообществе представлены 1) деревья; 2) кустарники: аэроксильные (переходные от древесных к кустарниковым) — рябина и настоящие (геоксильные) — лещина (Серебряков, 1962); 3) наземные травянистые растения. Сложные сосняки приурочены к достаточно богатым супесчаным почвам с благоприятным режимом увлажнения («Природа Серебряноборского лесничества. . .», 1974).

Фитомассу определяли при помощи моделей: рассчитывали массу, объем и поверхность надземной части особи. Была определена фитомасса 16 сосен в возрасте 110—190 лет, 26 лип — от 32 до 123 лет, 10 дубов — от 70 до 90 лет. Кроме того, исследовали по 300 моделей рябины и лещины. Фитомассу травяно-кустарничкового яруса определяли методом укосов, закладывали по 80—100 площадок 25×25 см². У древесных видов массу определяли по общепринятой методике (Дылис, Носова, 1977), поверхность S и объем V стволов рассчитывали по двухметровым отрезкам. Значительно сложнее было определение поверхности и объема ветвей. Промеряли все ветки первого, второго и частично третьего порядков (ствол принимался за нулевой порядок). У веток замеряли длину и диаметр основания и рассчитывали S и V по формуле конуса.

Все облиственные побеги отрезали до начала замеров и разбирали в лаборатории, из них брали навеску (от $^1/_2$ до $^1/_{10}$ в зависимости от ее веса). Выделяли фракции: плоды, листва, годичные побеги и ветви; в двух последних группах определяли длину, диаметр в середине побега, число побегов и их массу. Затем, зная долю навески, рассчитывали поверхность и объем (по формуле цилиндра) облиственных частей ветвей и годичных побегов.

У кустарников и растений травяно-кустарничкового яруса определяли абсолютно сухую массу всех фракций, промеряли длину и диаметр основания стеблей и веток, S и V рассчитывали по формулам цилиндра, треугольной призмы, куба в зависимости от формы их поперечного сечения.

Массу листвы в свежем состоянии определяли непосредственно взвешиванием, площадь ассимиляционного аппарата у лиственных кустарников и травянистых растений рассчитывали методом высечек. У хвойных с каждой ветки первого порядка брали навеску по 5 г хвои каждого года, определяли длину l 100 хвоинок, поверхность рассчитывали по формуле

$$S = 3.14/2l\,(1.14a + b),$$

ширину a и толщину хвои b измеряли под микроскопом.

Полученные данные использовали для расчета зависимостей (2)—(10), характеризующих связь размеров особей с их продукцией ΔP (см. таблицу). Масса особи в значительной степени определяется длительностью жизни осевых побегов.

С ухудшением условий существования уменьшаются размеры тела и может сокращаться длительность жизни всего растения или его отдельных побегов (Хохряков, 1973). Например у трав по сравнению с деревьями снижаются продолжительность жизни осевых побегов и объем фитомассы.

ЖФ определенной массы, как правило, характеризуются сходной функциональной деятельностью (Стрельников, 1970; Численко, 1981), что позволяет количественно описать взаимосвязь между массой особи P и величиной годичной продукции ΔP

$$\Delta P = aP^b, \qquad (1а)$$

где a — скорость новообразования фитомассы ΔP зависит от единиц измерения; b — коэффициент, характеризующий соотношение относительных скоростей роста параметров P и ΔP, от единиц измерения не зависит

$$b = \frac{1/\Delta P\,(d\Delta P/dt)}{1/P\,(dP/dt)}.$$

Если $b > 1$, то энергия обмена веществ увеличивается быстрее, чем масса особи, если $b < 1$, — медлеинее. С возрастом у особи величина нефотосинтезирующих органов возрастает скорее, чем фитомасса листьев, поэтому ΔP увеличивается медленнее, чем P. Это объясняется правилом поверхностей Рубнера и принципом геометрического подобия, согласно которым обмен веществ возрастает пропорционально поверхности тела, т. е. $\Delta P \sim S$, $S \sim H^2$, $P \sim H^3$ (S — поверхность особи (побега), H — ее высота); отсюда

$$\Delta P \sim S \sim H^2 \sim (H^3)^{2/3} \sim P^{2/3}, \text{ т. е. } P^{0.667}. \qquad (1б)$$

Что касается животиых, то соотношение (1б) проаналиаировано для всех классов (Шмальгаузен, 1935; Винберг, 1950; Дольник, 1978). Как правило, эмпирические зиачения коэффициента b ближе к 0.75, чем к 0.667, тогда как коэффициент a зависит от размеров особи и колеблется в широких пределах — от 0.083 до 868.0 (Дольник, 1978).

Поскольку у растений также возможны достаточно жесткие соотношения между массой тела и годичной продукцией, то можно пользоваться зависимостью (1б). При подстановке в соотношение (1б) экспериментальных данных (размеры особей колеблются от 1100 кг до 0.03 г) получаем следующую зависимость

$$\Delta P = 0.3835 P_{\text{особи}}^{0.78900}, \quad R^2 = 0.98, \quad F = 2023. \qquad (2)$$

Характеристики продуктивности особей (побегов) видов в сложных сосняках

Объект исследования		Число моделей	P, кг	V, м³	S, м²	ΔP, кг	% ΔP	K
Pinus sylvestris L.,	110—190 лет	16	800—1100	1.8—2.6	270—500	18—38	1.8—3.0	120—160
Quercus robur L.,	60—90	10	90—800	0.2—1.2	90—370	6.5—38	4.8—5.8	307—580
Tilia cordata Mill.,	30—40	10	6—48	0.02—0.08	20—64	0.8—4.0	5—11	490—1100
	80—123	16	115—880	0.2—1.9	42—300	6—35	2—4.7	200—370
Sorbus aucuparia L.,	до 1 м	100	$5\cdot10^{-3}$	$9\cdot10^{-6}$	0.04	$4\cdot10^{-3}$	26.0	4364
	1—3.5 м	100	$6\cdot10^{-2}$	10^{-4}	0.26	$2\cdot10^{-2}$	14.3	3192
	3.5 м	100	2.3	$41\cdot10^{-4}$	4.25	$113\cdot10^{-3}$	6.5	1028
Corylus avellans L.,	до 1 м	100	10^{-2}	$22\cdot10^{-6}$	0.13	$4\cdot10^{-3}$	41.6	5714
	1—3.5 м	100	$9\cdot10^{-2}$	$16\cdot10^{-5}$	0.77	$22\cdot10^{-3}$	25.0	4800
	3.5 м	100	1.3	$23\cdot10^{-4}$	4.33	$11\cdot10^{-2}$	8.7	1871
Oxalis acetosella L.		100	$3\cdot10^{-5}$	$1.8\cdot10^{-10}$	$12.4\cdot10^{-4}$	$3\cdot10^{-5}$	98.0	6889
Convallaria majalis L.		100	$34\cdot10^{-5}$	$19\cdot10^{-10}$	$135\cdot10^{-4}$	$27\cdot10^{-5}$	95.0	6800
Aegopodium podagraria L.		100	$43\cdot10^{-5}$	$26\cdot10^{-10}$	$156\cdot10^{-4}$	$43\cdot10^{-5}$	100.0	6000

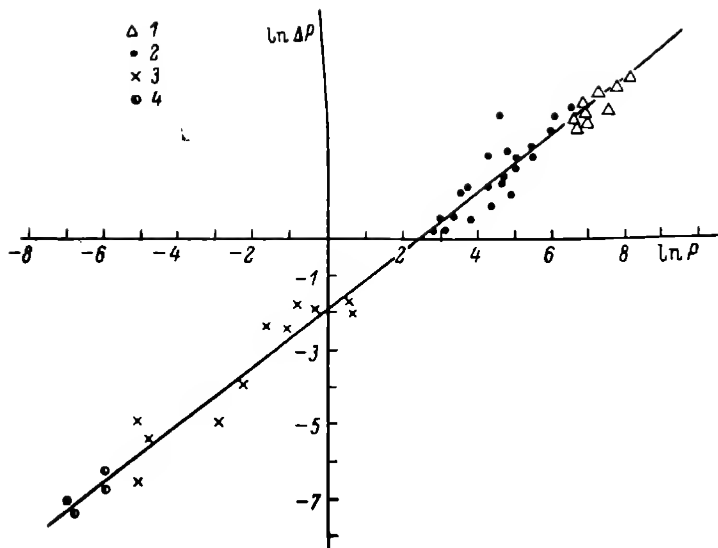


Рис. 1. Связь между приростом ΔP и массой особи P.

Здесь и на рис. 2 и 3: *1* — сосна, *2* — липа, *3* — подлесок, *4* — травянистые виды.

Здесь высок R^2 — коэффициент детерминации, показывающий, какая доля вариации ΔP объясняется величиной P, и значительна величина F — критерия Фишера, т. е. зависимость (2) имеет высокую достоверность.

Из соотношения (2) следует, что с увеличением массы тела ΔP возрастает, но эта связь нелинейна. Чем больше размер особи, тем меньше доля годичной продукции $\Delta P/P$

$$\Delta P/P \sim P^{2/3}/P \sim P^{-1/3} \text{ (рис. 1).}$$

Между поверхностью особи и годичной продукцией, напротив, связь линейна

$$\Delta P = 0.07364S + 0.83042, \quad R^2 = 0.82, \quad F = 56, \tag{3}$$

т. е. чем больше поверхность особи, тем выше ΔP, причем значение последней возрастает (или уменьшается) пропорционально поверхности тела. Отсюда следует, что интенсивность обмена на единицу поверхности приблизительно одинакова у всех рассматриваемых ЖФ.

Если продифференцировать уравнения (2) и (3) по параметрам P и S соответственно, то получаем следующие соотношения

$$\frac{d\Delta P}{dS} = \text{const}, \tag{4}$$

$$\frac{d\Delta P}{dP} = {}^2/_3 P^{-1/3}. \tag{5}$$

Соотношение (4) означает, что прирост обладает одинаковой чувствительностью к изменению S в пределах всего диапазона варьирования поверхности тела у рассматриваемых ЖФ, т. е. интенсивность продуцирования органического вещества на единицу поверхности одинакова у крупных и мелких особей. Поиному меняется интенсивность продуцирования на единицу веса особи (5): с уменьшением размеров ЖФ возрастает доля годичной продукции, т. е. на единицу фитомассы мелкие ЖФ производят больше органического вещества вследствие изменения их структуры.

В первую очередь это выражается в изменении соотношений поверхности тела к объему (в величине контактности $K = S/V$), которая отражает «степень распластанности фитомассы» (Карманова, 1983), определяя контакт с внешней средой, и характеризует форму особи. Относительное увеличение поверхности

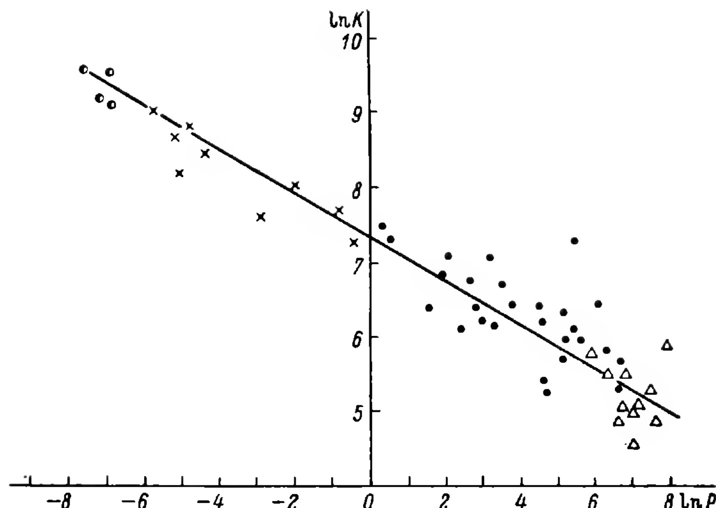


Рис. 2. Связь между K и массой особи P.

тела определяет соответствующее возрастание прироста, поэтому хотя справедливо $d\Delta P/dS$=const, т. е. интенсивность продукционной деятельности на единицу поверхности не меняется, у растений с малой массой возрастание S/V приводит к увеличению скорости обмена. С уменьшением фитомассы от 1000 кг (*Pinus sylvestris*) до 0.03 г (*Oxalis acetosella*) K возрастает от 150—400 до 6—7 тыс. м^2/м^3 — это отражение закона: с уменьшением массы тела бо́льшую значимость приобретает его поверхность. Аналогичные результаты для зоологических объектов получил И. Д. Стрельников (1970).

Среди показателей интенсивности продукционной деятельности темп прироста (% $\Delta P = \Delta P/P \cdot 100\%$) (эффективность чистой продукции: Риклефс, 1979), величина нетто-ассимиляции (NAR), относительная скорость роста ((RGR) возрастают с уменьшением фитомассы особей, параллельно усиливается скорость обновления корней (Speidel, Weiss, 1974).% ΔP примерно соответствует различиям в соотношениях ассимилирующих и осевых органов растений — у деревьев от 1 до 10, у кустарников — 10—60, у большинства травянистых особей — свыше 80%.

Большой темп прироста фитомассы подроста по сравнению с взрослыми особями — широко известный факт (Анучин, 1971; Дылис, Носова, 1977). Ранее (Карманова, 1976) мы отмечали более высокую скорость роста угнетенных особей по сравнению со средней группой. Угнетенные особи в благоприятные по погодным условиям периоды росли более энергично (в этой группе наблюдались самые высокие величины NAR и RGR), как бы стремясь ликвидировать свое отставание от особей большего размера. Однако более короткий период роста и резкое снижение жизненности в неблагоприятных условиях приводят к выпадению их в первую очередь. Параллельно интенсификации продукционной деятельности увеличивается расход азота и минеральных веществ на каждую единицу продуцируемого вещества у травянистых растений по сравнению с древесными (Базилевич, Титлянова, 1978).

Между величиной K и темпом прироста (% ΔP) существует тесная связь: чем больше K, тем выше темп прироста и тем больше годичной продукции производит 1 г фитомассы. При малых значениях K темпы прироста малы, при больших K (у кустарников, подроста, травянистых растений) % ΔP значительно возрастает

$$\% \ \Delta P = 0.00077K + 1.81329, \ R^2 = 0.96, \ F = 737. \quad (6)$$

Связь между K, P и S выводится на основе принципа геометрического подобия

$$K = S/V \sim H^2/H^3 = 1/H = 1/(H^3)^{1/3} \sim P^{-1/3}. \quad (7а)$$

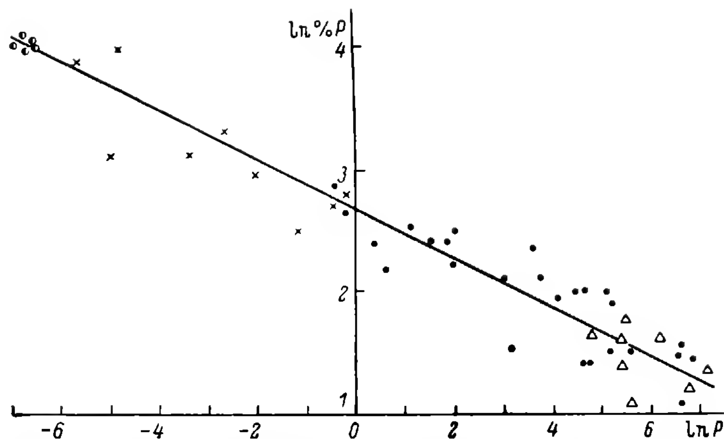


Рис. 3. Связь между темпом прироста % ΔP и массой особи P.

Справедливость этого соотношения подтверждает полученная на основе экспериментальных данных зависимость (рис. 2).

$$K = 1428.0 P_{\text{особи}}^{-0.29085}, \quad R^2 = 0.92, \quad F = 344. \tag{7б}$$

Аналогичным образом выводится соотношение

$$K \sim 1/H = 1/(H^2)^{1/2} \sim S^{-1/2}, \tag{8}$$

что также близко к зависимости, полученной на основе экспериментальных данных

$$K = 214.05 S_{\text{особи}}^{-0.40013}, \quad R^2 = 0.84, \quad F = 185. \tag{9}$$

Поскольку справедливы соотношения (2) и (3), то для крупных ЖФ ΔP определяется массой особи, а для мелких — их поверхностью.

Связь между массой особи и темпом прироста выводится аналогичным образом — на основе принципа геометрического подобия

$$\Delta P/P \sim S/P \sim H^2/H^3 \sim (H^2)^{-1/2} \sim S^{-1/2};$$

$$\Delta P/P \sim P^{2/3}/P = P^{-1/3}.$$

Зависимость, полученная на основе экспериментальных данных, имеет следующий вид (рис. 3)

$$\% \ \Delta P = 14.1397 P^{0.21290}, \quad R^2 = 0\ 82, \quad F = 157. \tag{10}$$

Таким образом, между размерами особей и их продукцией существуют достаточно жесткие связи, основанные на соотношениях формы и функции: чем больше масса растения, тем выше годичная продукция, и наоборот. У средних и небольших по массе ЖФ (кустарников, травянистых растений) один из компенсационных механизмов, обеспечивающих успешное произрастание видов в худших (по сравнению с верхними ярусами) условиях, — повышение интенсивности продукционной деятельности за счет изменения структуры особи (увеличение отношения S/V).

Поскольку ярусы образованы определенным ЖФ, все соотношения, характеризующие взаимосвязи между массой особи и продукцией (2)—(10), справедливы для всех ярусов. Это позволяет оценить характер продукционной деятельности каждого яруса и варьирование продукции с изменением ярусной структуры сообщества.

В верхних ярусах высокая годичная продукция образуется за счет большей величины фитомассы при относительно низкой интенсивности ее продуцирования. Наоборот, в нижних ярусах небольшие размеры фитомассы до некоторой степени компенсируются интенсивностью продуцирования последней. Следует

отметить, что более высокая интенсивность продуцирования фитомассы у травянистых растений сопрягается с бо́льшими расходами на создание единицы органического вещества.

Другим важным механизмом, определяющим образование фитомассы и годичной продукции разных ярусов, является связь между массой особей и густотой их произрастания на единицу площади. Закон $-^3/_2$ был сформулирован Г. Ф. Хильми (1957) и особенно подробно разработан K. Yoda e. a. (1963)

$$P_{особи} = c\rho^{-3/2}, \qquad (11)$$

где ρ — число побегов на 1 м^2. Соотношение (11) сформулировано на основе представления о сохранности растениями геометрического подобия в процессе их роста и о наличии сомкнутости растительного покрова

$$\rho S_{крон} = \text{const}. \qquad (12)$$

Эксперименты по проверке зависимости $-^3/_2$ проводились главным образом с сельскохозяйственными культурами, но эта зависимость справедлива и для лесных культур (Drew, Flewelling, 1977).

Чтобы описать многоярусное сообщество на основе теории размерностей, необходимо сделать два допущения: 1) все ярусы сомкнуты и их проективное покрытие — константная величина ($\rho S_{крон}$=const); 2) для растений характерен принцип геометрического подобия в процессе их роста. На основе этих постулатов можно получить соотношение между средней массой особей P в ярусе и густотой их произрастания в многоярусных сообществах. По форме это соотношение напоминает уравнение (11), полученное Yoda e. a. (1963) для чистых одновозрастных группировок. Как уже указывалось (1), между P особи и H существует связь

$$P \sim H^3 \sim (H^2)^{3/2} \sim S_{крон}^{3/2} \sim \rho^{3/2}.$$

Расчеты, проведенные в сложном сосняке с липой, выявили наличие геометрического подобия в размерах особей в пределах каждого яруса

$$P_{особи} = 0.3724H^3, \quad R^2 = 0.99, \quad F = 404; \qquad (13а)$$

$$S_{крон} = 0.02892H^2, \quad R^2 = 0.98, \quad F = 196. \qquad (13б)$$

Рассчитанная на основе экспериментальных данных зависимость близка к теоретически ожидаемой

$$P_{особи} = 1235600\rho^{-1.38101}, \quad R^2 = 0.97, \quad F = 134. \qquad (14)$$

Аналогичным образом получаем связь между высотой растения в ярусе и плотностью его заполнения

$$P_{особи} \sim H^3, \quad P_{особи} \sim \rho^{-3/2},$$

следовательно,

$$H \sim P_{особи}^{1/3} \sim \rho^{-1/2} \text{ или } \rho \sim H^{-2}.$$

Экспериментальные данные подтвердили эти результаты

$$H = 259.041\rho^{-0.47133}, \quad R^2 = 0.86, \quad F = 19; \qquad (15)$$

$$\rho_{особи} = 92310.7H^{-1.83466}, \quad R^2 = 0.86, \quad F = 19. \qquad (16)$$

Подобные взаимосвязи между весом организмов и их численностью отмечал в почвенных ценозах М. С. Гиляров (1944): «биомасса почвенных организмов различных размерных групп представляет величины одного порядка» (с. 284). В водных ценозах (Федоров, 1969; Левич, 1980) выявлена отрицательная корреляция между числом и объемом клеток фитопланктона. Следовательно, тесная связь между массой особей и их плотностью наблюдается в самых разнообразных сообществах.

Следствием подобных взаимосвязей является возрастание числа растений от верхних ярусов к нижним (разумеется, это не относится к тем ярусам, сомкнутость которых меньше 50%). Приведенные ниже расчеты взаимосвязей числен-

ности растений характеризуют сосняк с липой, в котором проводились наблюдения, но можно с большой уверенностью сказать, что тенденция в нижних ярусах по экспоненте достаточно общая

$$N = 8.95201e^{2.31894I}, \quad R^2 = 0.91, \quad F = 42 \ (I \text{ — номер яруса}). \qquad (17)$$

Большее число побегов в нижних ярусах позволяет компенсировать малую величину годичной продукции и обеспечивает получение максимально возможной годичной продукции в каждом ярусе, т. е. определяет сходную эффективность в создании органической фитомассы по вертикальному профилю. Это приводит к парадоксальному на первый взгляд выводу, что годичная продукция 1-метровых слоев мало различается в нижних и верхних горизонтах в пределах сообщества. Годичная продукция 1-метрового слоя кроны в сосняке с липой на высоте 22—26 м составляет около 120 кг/га, подлеска (в пределах 2—6 м) — 110 кг/га, а 40-сантиметровый слой травостоя образует 300—400 кг/га. Подобное сходство ΔP 1-метровых слоев не означает близости ΔP между ярусами, последняя определяется общей фитомассой яруса (2), (3). Равномерность распределения плотности фитомассы по вертикальному профилю следует из закона $-^3/_2$; из соотношения (12) получим зависимость следующего вида

$$\text{const} = H_I^2 \rho_1 = \frac{H_I^3}{H_I} = \frac{P_{\text{особи}} \rho_1}{H_I}. \qquad (18)$$

Повышение интенсивности продукционной деятельности сверху вниз и увеличение густоты побегов как компенсация их размеров приводит к высокой заполненности фитомассой пространства по вертикали. С другой стороны, изменение численности и формы особей позволяет растениям как бы ускользать от жесткости конкуренции. Характеристики интенсивности продукционной деятельности (% ΔP, NAR, RGR, A/P) можно считать показателем адаптивности анализируемых видов, т. е. мерой приспособляемости к неблагоприятным условиям, а массу особи (побега) и высоту яруса — основными параметрами, определяющими взаимосвязь структуры особи с продукцией.

Длительность жизни осевого побега и масса особи (побега) возрастают	В отношении S/V возрастает доля объема (т. е. уменьшается K); соответственно уменьшаются интенсивность продукционных процессов (% ΔP, NAR, RGR, A/P), затраты азота и минеральных веществ на единицу создаваемой фитомассы, интенсивность процессов обмена
Длительность жизни осевого побега и масса особи (побега) уменьшаются	В отношении S/V возрастает доля поверхности, т. е. увеличивается K; соответственно увеличиваются интенсивность продукционной деятельности (% ΔP, NAR, RGR, A/P), скорость обновления корней, затраты азота и минеральных веществ на единицу создаваемой фитомассы, интенсивность процессов обмена

Как видно из приведенных данных, увеличение длительности жизни осевого побега и размеров ЖФ сопровождается снижением интенсивности продукционных процессов. Наоборот, с уменьшением массы ЖФ усиливается адаптация к вторичным факторам внешней среды — это проявляется в интенсификации продукционной деятельности.

Таким образом, использование теории размерности позволило рассмотреть взаимосвязи между структурой и функцией на разных иерархических уровнях: особь (побег) — ярус—сообщество. Особь характеризуется наиболее тесными взаимосвязями структуры и функции. На основе правила поверхностей Рубнера и принципа подобия описана взаимосвязь между годичной продукцией, массой и поверхностью особи. С уменьшением массы особи интенсивность продукционной деятельности возрастает — на это указывает тесная степенная связь между этими величинами (2).

Увеличение интенсивности продукционной деятельности с уменьшением массы особи (побега) — один из компенсационных механизмов, обеспечивающих успешный рост растений в худших (по сравнению с верхними ярусами) условиях. Напротив, интенсивность обмена на единицу поверхности близка у всех рассматриваемых видов (3), поэтому можно считать, что важнейшей характеристикой структуры особи является отношение поверхности фитомассы к ее объему;

относительное увеличение поверхности фитомассы позволяет более эффективно использовать потенциал среды, вследствие большей интенсивности продукционной деятельности.

В пределах ярусов при условии их достаточной сомкнутости и сохранения растением геометрического подобия в процессе роста справедливы все соотношения, характеризующие взаимосвязь структуры и функции отдельных ЖФ. Кроме того, на основе экспериментальных данных выведена взаимосвязь между массой особей и густотой произрастания последних, характеризуемая соотношением $^3/_2$ (14). По форме это уравнение сходно с соотношением, полученным Yoda e. a. (1963) для чистых одновозрастных группировок; подобные взаимосвязи между массой и численностью особей ρ отмечены в почвенных и водных ценозах.

Применив эти же принципы анализа к следующему иерархическому уровню — многоярусному сообществу, можно описать последнее как достаточно стабильную систему, у которой в пределах каждого яруса (при значительной сомкнутости) существует определенное соответствие между массой особей (побегов) и числом последних; существует тенденция к равномерному распределению годичной продукции по вертикальному профилю (в первую очередь за счет увеличения численности побегов и интенсивности продукционной деятельности в нижних ярусах).

Таким образом, подход к анализу пространственной структуры сообщества как взаимосвязанной совокупности разных жизненных форм, занимающих определенные экологические ниши, позволяет проследить изменение жизнедеятельности последних на разных уровнях организации ценоза.

ЛИТЕРАТУРА

Анучин Н. П. Лесная таксация. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 509 с. — *Базилевич Н. И., Титлянова А. А.* Особенности функционирования травяных экосистем в сравнении с лесными и пустынными. — В кн.: Математические модели в экологии. М.: Наука, 1978, с. 65—100. — *Винберг Г. Г.* Интенсивность обмена и размеры ракообразных. — Журн. общ. биол., 1950, т. 11, № 5, с. 367—380. — *Гиляров М. С.* Соотношение размеров и численности почвенных организмов животных. — ДАН СССР, 1944, т. 43, № 6, с. 283—285. — *Дольник В. Р.* Энергетический метаболизм и размеры животных: физические основы соотношений между ними. — Журн. общ. биол., 1978, т. 39. № 6, с. 805—816. — *Дылис Н. В., Носова Л. М.* Фитомасса лесных биогеоценозов Подмосковья. М.: Наука, 1977. 142 с. — *Карманова И. В.* Математические методы изучения роста и продуктивности. М.: Наука, 1976, 221 с. — *Карманова И. В.* Взаимосвязь между жизненной формой особи и продуктивностью. — Журн. общ. биол., 1984, т. 44, № 4, с. 461—467. — *Кофман Г. Б.* Методы подобия и разномерностей в изучении относительного роста организмов. — Журн. общ. биол., 1981, т. 42, № 2, с. 234—240. — *Левич А. П.* Структура экологических сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1980. 181 с. — Природа Серебряноборского лесничества в биогеоценотическом отношении. М.: Наука, 1974. 392 с. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 383 с. — *Риклефс Р.* Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 423 с. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 377 с. — *Стрельников И. Д.* Анатомо-морфологические основы видообразования позвоночных. Л.: Наука, 1970. 270 с. — *Федоров В. Д.* О корреляции между биомассой особи и предельной численностью популяций в фитопланктонном сообществе.— ДАН СССР, 1969, т. 188, № 3, с. 694—696. — *Хильми Г. Ф.* Теоретическая биогеофизика леса. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 204 с. — *Хохряков А. П.* Основные закономерности эволюции онтогенеза у растений. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1973, т. 78, вып. 1, с. 59—67. — *Численко Л. П.* Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М.: Изд-во МГУ, 1981. 204 с. — *Шмальгаузен И. И.* Рост и общие размеры тела в связи с их биологическим значением. Рост животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1935, с. 61—74. — *Drew T. J., Flewelling J. W.* Some recent Japanese theories of yield density relationships and their application to Monterey plantations. — Forest Sci., 1977, vol. 23, N 4, p. 517—534. — *Speidel B., Weiss A.* Untersuchungen zur Wurzelaktivität unter einer Goldhaferwiese. — Angew. Bot., 1974, Bd 48, Hf 3/4, S. 134—154. — *Yoda K., Kira T., Ogava H., Hosumi K.* Interspecific competition among higher plants. XI. — J. Biol., Osaka City Univ., 1963, vol. 14, p. 107—129.

Лаборатория лесоведения АН СССР,
с. Успенское, Московской обл.

Получено 26 VII 1982.

SUMMARY

Interrelation between structure and function at different hierarchic levels, viz. individual — stratum — community is described. Correlation between annual production ΔP and mass of the individual P from herbaceous up to woody plants is described by a degree equation: $\Delta P = 0.3835 P_{individual}^{0.78900}$, between the surface of the individual and annual production — by a linear ratio: $\Delta P = 0.07364 S + 0.83042$. This is a proof for the increase in exchange intensity with the decrease of the body mass, whereas the level of metabolism per surface unit is approximately equal in all the life forms in question. Within the limits of the stratum the dependence between the size of the individual and density of plants has been determined ρ: $P_{individual} = 1\,235\,600\ \rho^{-1.38104}$. Within multistratified community the number of individuals (shoots) is increased exponentially from upper to lower stratum.

УДК 561.5 (118) (574)

С. Г. Жилин, А. Г. Андреев

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ПОЗДНЕОЛИГОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ ВОЗВЫШЕННОСТИ АЛТЫН-ШОКЫСЫ (СЕВЕРНОЕ ПРИАРАЛЬЕ)

S. G. ZHILIN, A. G. ANDREJEV. NEW DATA ON THE LATE OLIGOCENE FLORA OF ALTYN-SHOKYSY TABLELAND (NORTH ARALIAN REGION)

Описываются новые для третичной флоры Алтын-Шокысы виды *Osmunda heeri*, *Quercus pseudorobur*, *Betula subpubescens* и *Cornus graeffii*. Дана краткая характеристика олигоценовых-аквитанских флор Северо-Восточного Приаралья.

Возвышенность Алтын-Шокысы находится близ ст. Чокусу Западно-Казахстанской железной дороги (между городами Аральск и Челкар). Местонахождения остатков растений расположены в восточной части возвышенности, которая отделена от западной ее части железной дорогой. Восточная часть возвышенности, известная как урочище Сарыбулак (Буданцев, 1959; Жилин, 1982), представляет собой эрозионное плато, очень характерное для столово-останцового рельефа Северного Приаралья (Сваричевская, 1965). Наибольшую высоту (249.5 м над ур. м.) оно имеет на восточной оконечности (гора Сарыоба). На юг плато обрывается крутым уступом, в пределах которого на протяжении 20 км расположены многочисленные местонахождения отпечатков растений (Андреев, 1984).

Район возвышенности Алтын-Шокысы уже в течение полувека привлекает внимание геологов (Пояркова, 1935; Вахрамеев, 1949; Яншин, 1953; Броневой, 1970; Лавров, 1979, и др.). Первые сведения об ископаемой флоре Алтын-Шокысы появились в работе А. И. Поярковой (1935). Отдельные локальные флоры этой местности были изучены М. Д. Узнадзе (1957), Л. Ю. Буданцевым (1959), С. Г. Жилиным (1974б), С. Г. Жилиным и Н. С. Снигиревской (1974), Г. С. Раюшкиной (1977, 1981) и И. В. Васильевым (1979). Датирование континентальной толщи Алтын-Шокысы, заключенной между морской чеганской свитой (верхний эоцен, приабонский ярус) и солоноватоводной аральской свитой (нижний миоцен, верхняя часть аквитанского яруса), и расчленение ее на хаттскую и аквитанскую части были произведены одним из авторов (Жилин, 1974б, 1984) по палеофлористическим данным.

Материалом для данной статьи послужили коллекции из нижней (хаттской, т. е. верхнеолигоценовой) части континентальной толщи, собранные В. А. Броневым и Н. Н. Брызжевой в 1962 г. (колл. 1048 — Алтын-Шокысы-I; колл. 1050 — Алтын-Шокысы-III) и А. Г. Андреевым в 1981 и 1983 г. (колл. 1651, 1652 — Алтын-Шокысы-V).[1] Коллекции хранятся в лаборатории палеоботаники Ботанического института имени В. Л. Комарова АН СССР.

Ниже следуют описания некоторых интересных видов позднеолигоценовой флоры Алтын-Шокысы.

Osmundaceae

Osmunda heeri C. Gaudin 1856 in C. Gaudin et DelaHarpe, Bull. Soc. vaud. sci. natur., 4, 30 : 29; Heer 1858, Bull. Soc. vaud. sci. natur., 5, 39 : tab. 1, fig. 1,

[1] Для обозначения местонахождений (или локальных флор) приняты следующие сокращения: А.-Ш.-I, А.-Ш.-III, А.-Ш.-V.

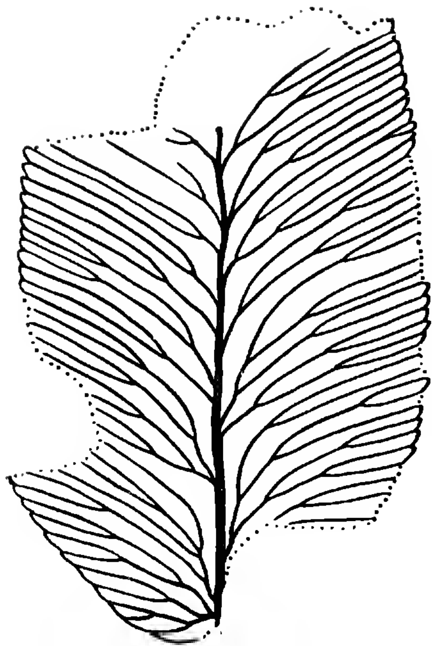


Рис. 1. *Osmunda heeri*, фрагмент сегмента второго порядка, колл. 1050, обр. 11, ×3.

1b; Heer 1859, Fl. tert. Helv. 3 : 155, tab. 143, fig. 1; Heer 1868, Fl. foss. arct. 1: 88, tab. 1, fig. 6, 7, 9—11; Heer 1878, Fl. foss. arct. 5 : 51, tab. 14, fig. 10, 11, 13; Тесленко 1959, Бот. ж. 44, 1 : 65, табл. 1, фиг. 4, 5; Фаталиев 1961, Бот. ж. 46, 9 : 1316, табл. 1, фиг. 1—4а, рис. 1; Горбунов 1962, Тр. СНИИГГИМС, 22 : 327, табл. 67, фиг. 5; Ильинская, 1968, Неоген. фл. Закарпат. обл. УССР : 33, табл. 31, фиг. 1—3, табл. 51, фиг. 4; Челебаева 1971, Вопр. стратигр. континентальн. кайнозоя Камчатки: 64, табл. 2, фиг. 1—18; Фаталиев 1973, Морфологич. характеристика трет. папоротников *Pteris parschlugiana* и *Osmunda heeri* : 6, рис. 1Б, «*heeri* Gaudin ex Heer emend.»; Жилин 1974, Трет. фл. Устюрта: 95; Штефырца 1974, Раннесарм. фл. Бурсука : 54, табл. 1, фиг. 1; Пнёва, Шварёва 1976, Тр. Инст. геолог. и геофиз., 233 : 89, табл. 2, фиг. 1—3; Раюшкина 1979, Олигоцен. фл. Мугоджар и Юж. Алтая : 52, табл. 15, фиг. 6; Шварёва 1983, Миоцен. фл. Предкарпатья: 49, табл. 17, фиг. 1, 2; Ильинская, Пнёва 1984, Бот. ж. 69, 5 : 596, рис. 1, а; 2, 7, 8, «*heeri* Gaudin ex Heer». — *O. strozzii* C. Gaudin et Strozzi 1860, N. Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw., 17 : 9, tab. 1, fig. 1—4. — *O. doroschiana* auct. non Goepp., Палибин, Криштофович 1956, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, 1 : 45, табл. 1, фиг. 1, 2, рис.-5. — *O. parschlugiana* auct. non (Ung.) Andreán. 1959, Fl. Sarm. Stufe Ungarn : 45, tab. 7, fig. 4, p. p. quoad tab., non comb. — *Lygodium* sp., Палибин, Криштофович 1956, l. c. : 46, рис. 6.

Голотип: отпечаток части листа, нижний миоцен (аквитан), Риваз (Швейцария); Heer 1859, l. c. : 155, tab. 143, fig. 1.

Исследованные экземпляры: колл. 1050, обр. 11, 11А (А.-Ш.-III); колл. 1651, обр. 12, 12А (А.-Ш.-V) — рис. 1; 2, *1—3* — см. вклейку.

Впервые этот вид был обнародован в статье C. Gaudin et DelaHarpe (1856 : 29) с очень краткой его характеристикой: «M^r le prof. Heer a bien voulu confirmer la détermination d'*Osmunda* que j'y rattachais, et me permettre de lui dédier cette plante nouvelle pour la science. L'*Osmunda Heerii* (m) a beaucoup de rapport avec l'*Osmunda regalis* (Linn.), mais en diffère cependant en ce que les pennules de cette dernière sont un peu plus élargies è leur base». Ее впрочем можно счесть достаточной в качестве диагноза, тем более что диагнозы других современных и вымерших видов в то время часто были столь же немногословными. В Алтын-Шокысы вид представлен двумя отпечатками изолированных сегментов второго порядка дваждыперистых листьев. Один из сегментов (обр. 12 с противоотпечатком 12А) сохранился полностью (6 см дл. и от 1.5 до 2 см шир.); он продолговатой формы (со слабо выраженной серповидной изогнутостью), имеет суженную верхушку и несимметричное широкосердцевидное основание с заметным ушком (рис. 2, *3*). Край мелкогородчатый. Многочисленные боковые жилки, отходя от главной под углом 35—50° (у основания до 90°), неоднократно дихотомируют, при этом число разветвлений уменьшается от основания к верхушке от 4—3 до 2—1. Обр. 11 из колл. 1050 (рис. 2, *1*) представлен неполным отпечатком сегмента, ширина которого немного больше, чем у обр. 12 (около 2 см); верхушка отсутствует. На этом экземпляре хорошо прослеживаются все типы разветвления боковых жилок, отмеченные в работе Р. А. Фаталиева (1961).

Отпечатки сегментов из Алтын-Шокысы вполне соответствуют типовому материалу из Швейцарии (Heer, 1859) как по жилкованию, так и по форме,

однако размеры сегментов у образцов, изученных нами, в 2 раза больше. Такие же крупные сегменты второго порядка известны и из других мест (плиоцен, Ильница, Украина; миоцен, Мамонтова гора, Якутия).

Рассматриваемый вид довольно широко представлен в третичных флорах Евразии, а наиболее известен из неогена Европы.[2] Однако единого мнения о географическом и геологическом распространении *O. heeri* не существует, так как исследователи по-разному рассматривают объем етого вида. Некоторые авторы (Синельникова и др., 1976; Челебаева, 1978) считают, что высокая степень полиморфности *O. heeri* в сочетании с широкой стратиграфической амплитудой (палеоцен—плиоцен) и циркумполярным распространением свидетельствует о том, что под этим названием объединено несколько видов: *O. doroschiana* Goepp., *O. sachalinensis* Krysht. и др. Однако ни один из упомянутых исследователей не приводит четких морфологических признаков, по которым можно было бы различать эти виды. К тому же Фаталиев (1961), изучивший многочисленные отпечатки и изображения *Osmunda*, описанные под разными видовыми названиями, полагает, что все они должны быть отнесены к *O. heeri*, ибо подобное же варьирование формы, размеров и жилкования сегментов второго порядка наблюдается у близкого современного вида *O. regalis* L. В настоящее время эта точка зрения наиболее распространена. Действительно, палеоботаники не всегда могут рассматривать виды так же дробно, как это делают исследователи некоторых современных папоротников, например А. Е. Бобров (1967); тем более что по находкам изолированных сегментов второго порядка трудно судить о точной видовой принадлежности образца.

Fagaceae

Quercus pseudorobur Kov. 1856, Arb. Geol. Ges. Ungarn: 23, tab. 2, fig. 9; Криштофович, Байковская 1951 в кн.: Памяти акад. А. Д. Архангельского: 194, табл. 3, фиг. 1, 2, табл. 4, фиг. 1; Сухов 1954, Тр. Томск. унив., 132 : 146, табл. 6, фиг. 1, 3, 4; Givulescu 1962, Palaeontographica, 110, 5—6 : 142, tab. 36, fig. 238; Кутузкина 1964, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, 5 : 195, табл. 5, фиг. 3, 4, 14; Криштофович, Байковская 1965, Сарм. фл. Крынки : 60, табл. 15, фиг. 5; Колаковский, Ратиани 1967, Тр. Сух. бот. сада, 16 : 41, табл. 4, фиг. 5—7; Жилин 1974, Трет. фл. Устюрта : 95; Штефырца 1974, Раннесарм. фл. Бурсука : 81, табл. 21, фиг. 3; Колаковский, Шакрыл 1976, Тр. Сух. бот. сада, 27 : 119, табл. 7, фиг. 6; Колаковский 1982, Иск. цв. 2 : 95, табл. 61, фиг. 3, 4. — *Q. deuterogona* auct. non Ung., Пименова 1954, Тр. Инст. геол. наук УССР, сер. стратигр. и палеонтол. 8 : 53, табл. 15, фиг. 1. — *Q. pseudocastanea* auct. non Goepp., Якубовская 1955, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 11 : 50, табл. 2, фиг. 7, табл. 3, фиг. 4, 5. — *Q.* cf. *pedunculata* Ehrh., Пименова 1954, l. c. : 53, рис. 37. — *Quercus* sp., Пименова 1954, l. c. : 58, рис. 45; Колесникова 1960, в кн.: Вопр. геол. окр. Русск. платформы и Ю. Урала, 5 : 49, табл. 2, рис. 6—9.

Голотип: отпечаток листа, верхний миоцен (нижний сармат), Эрдобенья (Венгрия); Kováts 1856, l. c. : 23, tab. 2, fig. 9.

Исследованные экземпляры: колл. 1048, обр. 2 (А.-Ш.-I.)— рис. 2, *4*, *5*.

Вид представлен отпечатком верхней части асимметричного листа, длина которого, вероятно, около 8 см, наибольшая ширина (4 см) — выше середины листа. Лопасти широкотреугольные. Вторичные жилки ответвляются от главной жилки под углом 35—40°. Интеркалярные жилки, идущие в сторону синуса между лопастями, не достигая края, теряются в сети третичных жилок.

Форма лопастей, характер третичной сети жилок и угол отхождения вторичных жилок у образца из Алтын-Шокысы и голотипа *Q. pseudorobur* (Kováts, 1856 : tab. 2, fig. 9) весьма сходны. Наличие интеркалярных жилок, идущих в синусы, характерно как для *Q. pseudorobur*, так и для современных представителей секции *Quercus* подсекции *Robur* (Меницкий, 1982), т. е. для робуроидных дубов, в частности интеркалярные жилки свойственны листьям *Q. robur* L. и *Q. petraea* Liebl.

[2] Весьма полные библиографические сведения по этому виду приведены также в работах Фаталиева (1961, 1973) и И. А. Ильинской (1968).

Q. pseudorobur представлен в разных коллекциях мелколистной (верхний миоцен, Бурсук, Молдавия; верхний миоцен, Армавир, Северный Кавказ; плиоцен, Малые Шираки, Абхазия) и крупнолистной (верхний олигоцен, Алтын-Шокысы, Казахстан; средний миоцен, Крынка, Ростовская обл.; верхний миоцен, Амвросиевка, Украина; верхний миоцен, Эрдобенья, Венгрия) формами. Этот вид был детально обсужден А. Н. Криштофовичем и Т. Н. Байковской (1965), а также А. А. Колаковским (1982).

Прежде считалось (Колаковский, 1982), что *Q. pseudorobur* был распространен в Европе и западной части Азии в раннем миоцене — позднем плиоцене. Находка этого вида в верхнеолигоценовых (хаттских) отложениях Алтын-Шокысы является наиболее древней.

Betulaceae

Betula subpubescens Goepp. 1855, Tert. fl. Schossnitz : 11, tab. 3, fig. 9; Reimann in Kräusel 1917, Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst., 38, 2 : 39, tab. 1, fig. 6, tab. 2, fig. 10, 17—20, tab. 3, fig. 9; Колаковский 1955, Тр. Сух. бот. сада, 8 : 231, табл. 4, фиг. 4, табл. 23, фиг. 4; Грубов 1956, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, 1 : 93, табл. 22, фиг. 1а, табл. 23, фиг. 1—10; Grangeon 1958, Mém. Soc. hist. nat. d'Auvergne : 50, tab. 1, fig. 3, tab. 3, fig. 1—4, in textu; Корнилова 1960, Нижнемиоцен. фл. Кушука : 33, табл. 2, фиг. 1, 1а; Колаковский 1964, Сух. бот. сад. Моногр. 1 : 62, табл. 18, фиг. 5, 6; Байковская 1974, Верхнемиоцен. фл. Южн. Приморья : 50, табл. 6, фиг. 3—5, табл. 28, фиг. 8; Буданцев 1982, Иск. цв. 2 : 140, табл. 81, фиг. 6—7; Шварёва 1983, Миоцен. фл. Предкарпатья : 79, табл. 6, фиг. 1—4, табл. 77, фиг. 1, рис. 14, *4—6*. — *B. crenata* Goepp. 1855, l. c. : 11, tab. 3, fig. 7, 8.

Голотип: отпечаток листа, верхний миоцен (сармат), Сосница (Польша); Goeppert 1855, l. c. : 11, tab. 3, fig. 9.

Исследованные экземпляры: колл. 1048, 3а, 3б, 3А (А.-Ш.-I) — рис. 2, *6*; 3.

Вид представлен отпечатком (3а и 3б) с полным противоотпечатком (3А) целого листа ромбовидной формы с ширококлиновидным слегка округленным основанием и заостренной верхушкой. Длина листовой пластинки — 7.2, ширина — 4.7, длина черешка — 2.3 см. Край листа зубчато-пильчатый с зубцами двух типов. Мелкие пильчатые зубцы (обычно прижатые) расположены по 2—3 между крупными треугольными зубцами, имеющими, как правило, выпуклые стороны и заостренную верхушку (в них входят вторичные жилки). Вторичные жилки (8 пар) сильно проступающие, прямые или слегка изогнутые, расположены почти супротивно и отстоят друг от друга на расстояние около 0.8 см, отходя от центральной жилки под углом 45°. На нижних парах вторичных жилок наблюдается 2—3 крупных ответвления вблизи края листа. Третичные жилки неясно выражены.

По форме листа, характеру зубчатости, углу отхождения вторичных жилок и их числу рассматриваемый отпечаток очень близок к типу вида (Goeppert, 1855 : tab. 3, fig. 9), отличаясь лишь размерами (образец, изученный нами, в 1.5 раза крупнее) и более округленным основанием. Среди казахстанских экземпляров к отпечатку из Алтын-Шокысы наиболее близки кушукские образцы, у которых ясно выражена зубчатость двух типов и более крупные зубцы имеют такие же выпуклые стороны (Корнилова, 1960), а также отпечатки из Ашутаса, часть которых имеет те же размеры, ромбическую форму и округлое основание. Однако два типа зубчатости у последних выражены слабее.

Этот ископаемый вид чрезвычайно близок к современному *B. pubescens* Ehrh.

Cornaceae

Cornus graeffii (Heer) Hantke 1954, Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges., 80, 2 : 79, tab. 14, fig. 1—3; Ильинская 1968, Неоген. фл. Закарпат. обл. УССР : 88, табл. 27, фиг. 4—5; Жилин 1974, Трет. фл. Устюрта : 63, табл. 6, фиг. 1—3, рис. 37, 38, 1; Шварёва 1983, Миоцен. фл. Предкарпатья : 144, табл. 25, фиг. 10,

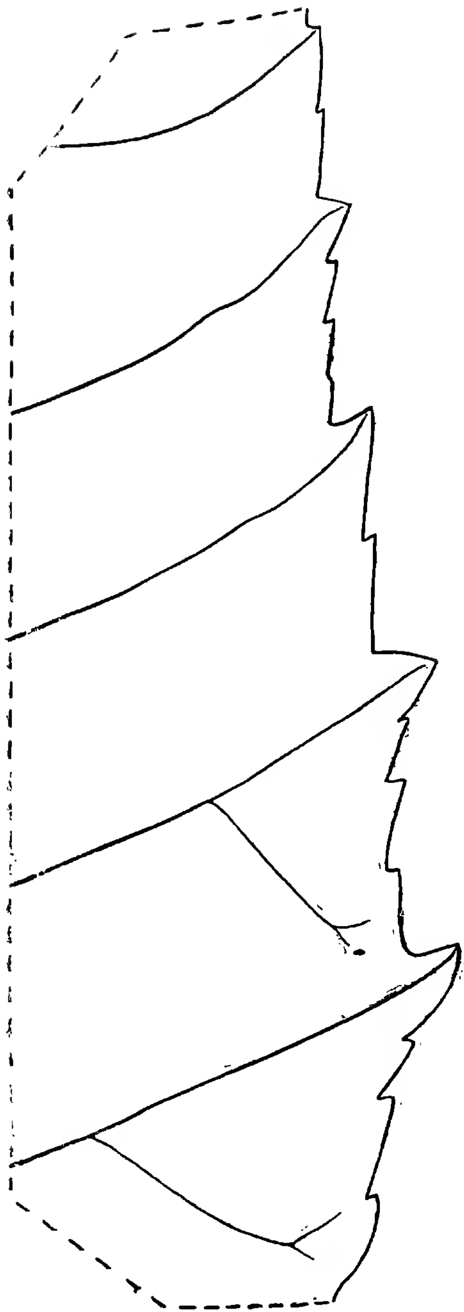


Рис. 3. Зубчато-пильчатый край листа *Betula subpubescens*, колл. 1048, обр. 3, ×6.

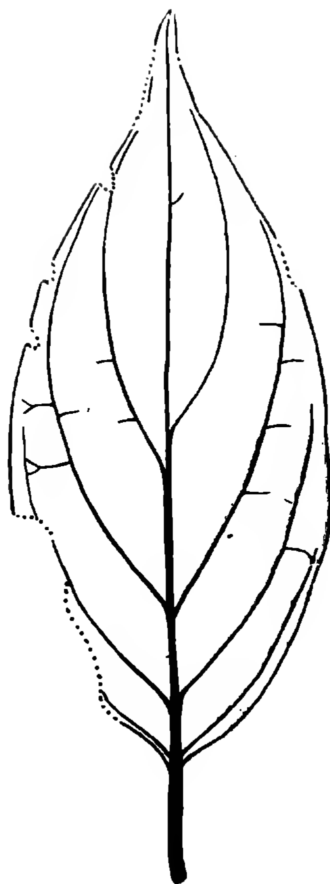


Рис. 4. Лист *Cornus graeffii*, колл. 1651, обр. 11.

рис. 32, 7. — *Rhamnus graeffii* Heer 1859, Fl. tert. Helv. 3 : 79, tab. 126, fig. 4. — *Swida graeffii* (Heer) Stephyrtza 1974, Раннесарм. фл. Бурсука : 126, табл. 6, фиг. 8, табл. 23, фиг. 6, 7. — *Cornus aralensis* Kornilova 1960, Нижнемиоцен. фл. Кушука : 74, табл. 5, фиг. 14, табл. 25, фиг. 1, табл. 26, фиг. 1. — *C. orbifera* auct. non Heer, Узнадзе 1957 в кн.: Сб. памяти А. Н. Криштофовича : 230, табл. 6, фиг. 5. — *C. studeri* auct. non Heer, Шварёва 1969, Палеонтол. сб. 6, 1 : 59, табл. 9, фиг. 10, рис. 7.

Л е к т о т и п: отпечаток листа, верхний миоцен (нижний сармат), Шроцбург, (ФРГ); Heer 1859, l. c. : 79, tab. 126, fig. 4; повторно изображен Hantke 1954, l. c. : tab. 14, fig. 1.

И с с л е д о в а н н ы е э к з е м п л я р ы: колл. 1651, обр. 11, 11А, 21 (А.-Ш.-V); колл. 1652, обр. 3 (А.-Ш.-V) — рис. 4.

Обнаружены отпечатки трех листьев. Один из них (обр. 11) с противоотпечатком (обр. 11А) сохранился полностью, а у других отсутствует только черешок. У изображенного на рис. 4 экземпляра длиной 10 и шириной 4.3 см длина черешка составляет 1.5 см. Обр. 21 имеет такие же размеры, но отличается сильно выраженной асимметричностью основания листа. Листья лан-

цетно-эллиптические с округло-клиновидным основанием и заостренной, слегка оттянутой верхушкой; цельнокрайные. Жилкование перисто-дуговидное; вторичные жилки в числе 4 пар отходят от центральной жилки под углом 35—40°, плавной дугой проходят кверху почти параллельно краю листа. Третичные жилки тонкие, иногда разветвленные, почти перпендикулярны центральной жилке, видны довольно слабо и немногочисленны, однако характер их расположения типичен для данного вида.

Исследованные отпечатки очень сходны с типовым материалом (Hantke, 1954) не только по форме листа и жилкованию, но и по размерам. В частности образец из Алтын-Шокысы (рис. 4) отличается от лектотипа (Heer, l. c., fig. 4) только более округленным основанием. В то же время среди шронцбургских экземпляров, которые изображены в работе Hantke (1954), есть образец (fig. 3) с округло-клиновидным основанием. Сходное основание имеют также образцы с Устюрта, а именно из Кумсуата (Жилин, 1974б, рис. 37), а для молдавского материала (Штефырца, 1974) округло-клиновидное основание приводится даже как характерное. С другой стороны, устюртские образцы (в целом чрезвычайно сходные с лектотипом) имеют 5, а не 4 пары вторичных жилок, как у лектотипа. Большинство изображенных в палеоботанической литературе (Ильинская, 1968; Штефырца, 1974; Шварёва, 1983) экземпляров *C. graeffii* имеет 4 пары жилок. Однако образцы из Кумсуата с 5 парами жилок не представляют собой исключения, так как в уточненном диагнозе этого вида (Hantke, 1954) указывается на наличие 4—5 вторичных жилок.

Вмды рода *Cornus* довольно чаото описываются палеоботаниками. Но в тех случаях, когда исследователям приходится иметь дело с фрагментарным или недостаточно хорошо сохранившимся материалом, в определениях можно выявить немало неточностей и ошибок. Так, отпечаток листа, описанный Узнадзе (1957) из Сарыбулака под названием *C. orbifera* Heer, а позднее принятый в качестве типа *C. aralensis* Kornilova (Корнилова, 1960)[3], должен быть отнесен к *C. graeffii*. В. С. Корнилова (1960) отмечает, что этот отпечаток отличается от *C. orbifera* (у которого до 9 пар вторичных жилок) меньшим числом пар вторичных жилок (4) и что *C. aralensis* близок к современным *Thelycrania sanguinea* (L.) Fourr. и *Cornus mas* L. Однако подобная характеристика вида вполне приложима как раз к *C. graeffii*.

Новую комбинацию *Swida graeffii* (Heer) Stephyrtza нельзя признать достаточно обоснованной. Автор комбинации ссылается на R. Hantke (1954), который «первым установил близость этого вида к современному *S. sanguinea*, однако, взяв объем рода *Cornus* s. l., он опубликовал его под названием *Cornus*» (Штефырца, 1974 : 126). Hantke действительно отмечал сходство листьев *C. graeffii* с листьями *C. sanguinea* L., а также *C. racemosa* Lam., *C. femina* Mill. и *C. asperifolia* Michx., но он подчеркивал, что к рассматриваемому виду ближе всего стоит *Cornus mas* и что именно этот вид «надо сравнивать с нашими ископаемыми листьями» (Hantke, 1954 : 79). Следует добавить, что вопрос о систематических отношениях внутри рода *Cornus* L. s. l. уже долгое время является предметом дискуссий (Пояркова, 1950, 1951; Пилипенко, 1960; Krüssmann, 1960; Черепанов, 1981). При различении современных родов внутри сем. *Cornaceae* используются в основном генеративные признаки, поэтому мы считаем, что при работе с отпечатками листьев род *Cornus* следует рассматривать в широком понимании.

C. graeffii известен в Европе с конца среднего до начала позднего миоцена (средний миоцен, Мышин, Украина; нижний сармат, Бурсук, Молдавия; сармат, Шронцбург, ФРГ). Находки в Алтын-Шокысы и Кумсуате являются самыми древними (поздний олигоцен) для этого вида.

В местонахождениях А.-Ш.-I, А.-Ш.-III и А.-Ш.-V, кроме описанных выше видов, обнаружены следующие растения: в А.-Ш.-I — *Metasequoia disticha* (Heer) Miki, *Glyptostrobus europaeus* (Brongn.) Ung., *Liquidambar europaea* A. Br.,

---

[3] В этой работе описывается раннемиоценовая (бурдигальская) флора Кушука (Тургайское плато), но в качестве типа вида Корнилова приняла образец из Сарыбулака. Что касается отпечатков из Кушука, определенных ею как *C. aralensis*, то, несмотря на фрагментарность образцов и плохое качество изображений, их с известной долей условности можно отнести к *C. graeffii*.

Ulmus sp., *Alnus schmalhausenii* Grub., *Acer monoides* Shap. ex Kiritchk., *Apocynophyllum helveticum* Heer, *Phragmites oeningensis* A. Br. ex Heer; в А.-Ш.-III — *Sequoia langsdorfii* (Brongn. ex Endl.) Heer, *Metasequoia disticha*, *Glyptostrobus europaeus*, *Cercidiphyllum crenatum* (Ung.) R. W. Brown, *Liquidambar europaea*, *Ulmus carpinoides* Goepp., *U. drepanodonta* Grub., *Fagus antipofii* Heer, *Alnus schmalhausenii*, *Comptonia acutiloba* Brongn., *Acer monoides*, *Fraxinus* sp. (fructus), *Apocynophyllum helveticum*, *Phragmites oeningensis*; в А.-Ш.-V — *Sequoia langsdorfii*, *Metasequoia disticha*, *Taxodium dubium*, *Glyptostrobus europaeus*, *Magnolia* sp., *Liquidambar europaea*, *Ulmus carpinoides*, *U. drepanodonta*, *Zelkova zelkovifolia* (Ung.) Bůžek et Kotlaba, *Castanea antipovii* (Krysht.) Iljinskaja, *Quercus alexeevii* Pojark., *Alnus schmalhausenii*, *Corylus jarmolenkoi* Grub., *Comptonia acutiloba*, *Carya aralica* Budants., *Rhus altynica* Rajushk., *Acer monoides*, *Apocynophyllum helveticum*, *Aponogeton tertiarius* Zhil., *Phragmites oeningensis*.

Сравнение этих списков, составленных по находкам растений в местонахождениях, расположенных в нижней части континентальной толщи Алтын-Шокысы (Андреев, 1984), с составом эталонных хаттских флор побережий заливов Кумсуат и Бутакова (Жилин, 1974б) показывает высокую степень сходства между всеми этими флорами. Наиболее существенным при этом является наличие в сравниваемых флорах видов-индииаторов (Жилин, 1984), начавших свое существование в Западном и Центральном Казахстане с хатта, а именно *Castanea antipovii* и *Fagus antipofii*, а также *Apocynophyllum helveticum*, который прекратил свое существование в этой местности непосредственно после хаттского времени. Нужно также отметить отсутствие в них видов-индикаторов раннеолигоценового (рюпельского) времени, например *Myrica longifolia* Ung. и *Rhus turcomanica* Korov. Тем самым подтверждается хаттский, т. е. позднеолигоценовый, возраст локальных флор А.-Ш.-I, А.-Ш.-III и А.-Ш.-V.

На побережье залива Бутакова была установлона в е р т и к а л ь н а я с е р и я э т а л о н н ы х ф л о р (Жилин, 1984), состоящая из флор двух веков — рюпельского и хаттского. На возвышенности Алтын-Шокысы, кроме хаттских, имеется также значительное число аквитанских локальных флор (Жилин, 1974б; Андреев, 1984). Хаттские и аквитанские флоры Алтын-Шокысы составляют таким образом недатированную вертикальную серию флор (которая как раз и была датирована путем сравнения с эталонными вертикальными сериями палеофлор Северного Устюрта и залива Бутакова). Наличие одновозрастных членов (хаттских) в двух вертикальных сериях флор, а также географическая близость районов возвышенности Алтын-Шокысы и побережья залива Бутакова позволяют как бы надстроить одну вертикальную серию флор другой, в результате чего появляется возможность рассмотреть смену флор Северо-Восточного Приаралья в течение всего олигоцена и начала раннего миоцена.

Для палеофлор Северо-Восточного Приаралья можно заметить некоторые особенности сравнительно с одновозрастными флорами соседних районов. Обилие разнообразных представителей лавровых в рюпельской флоре Северо-Восточного Приаралья (Броневой, Жилин, 1967; Жилин, 1974б, 1984) несколько отличает ее от североустюртской и западно-приаральской, но сближает с флорой Тургая. Хаттские же флоры запада (Кумсуат и Кубинтай) и востока (залив Бутакова и Алтын-Шокысы) Северного Приаралья существенно сходны: в обеих флорах присутствуют *Aponogeton tertiarius*, *Cornus graeffii*, *Castanea antipovii*, *Apocynophyllum helveticum* и многие тривиальные виды, например *Acer monoides*, *Comptonia acutiloba*, *Quercus alexeevii* и *Fagus antipofii*. Однако редкие в Западном Казахстане *Osmunda heeri* и *Quercus pseudorobur* встречены лишь на востоке этого района, в Алтын-Шокысы. В аквитанских флорах по материалу из Алтын-Шокысы можно заметить появление редких растений (*Pseudolarix fossilis* Jarm., *Taxus sulcata* Baik., видов родов *Cercis*, *Tilia*, *Nuphar*) и увеличение числа представителей родов *Populus* и *Alnus*.

Значительная часть сведений об олигоценовых и раннемиоценовых флорах Северной Азии базируется на материалах из Западного и Центрального Казахстана. Среди этих флор менее всего изучены позднеолигоценовые (хаттские) флоры. Так, например, в Тургае достоверные хаттские флоры до сих пор не установлены, а по материалам с побережья залива Бутакова описано и изо-

бражено лишь незначительное число хаттских растений (Палибин, 1907; Васильев, 1961; Жилин, 1974б). Только одна из хаттских флор, а именно флора Кумсуата на западе Северного Приаралья, подробно описана с приведением изображений всех видов (Жилин, 1974а, б). Флора Кумсуата датирована по данным изучения морских моллюсков, т. е. является эталонной для флор этого возраста в Западном и Центральном Казахстане. Как уже сказано, она во многом сходна с локальными хаттскими флорами из Алтын-Шокысы.

Накопление сведений о позднеолигоценовых (хаттских) флорах Западного и Центрального Казахстана происходит весьма медленно (Палибин, 1907; Васильев, 1961; Броневой, Жилин, 1967; Жилин, 1974а, б, 1984; Раюшкина, 1977, 1981). Завершение обработки новых материалов по палеофлоре Алтын-Шокысы (Андреев, 1984) позволит в будущем составить более четкое представление о хаттских флорах, а также о характере смены флор на рубеже олигоцена и миоцена.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев А. Г. О третичных флорах возвышенности Алтын-Шокысы (Северное Приаралье). — Тр. VII конф. молодых ученых Бот. ин-та АН СССР. Деп. в ВИНИТИ, № 6060-84-Деп. от 21 VI 1984. 7 с. — *Байковская Т. Н.* Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. Л.: Наука, 1974. 142 с. — *Бобров А. Е.* Семейство *Osmundaceae* (R. Br.) Kaulf., его систематика и география. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 11, с. 1600—1610. — *Броневой В. А.* Верхний олигоцен. — В кн.: Геология СССР, т. 21. Западный Казахстан. Ч. 1. Геологическое описание, кн. 1. М.: Недра, 1970, с. 666—670. — *Броневой В. А., Жилин С. Г.* Олигоценовые отложения северного берега залива Перовского (Аральское море). — Тр. Всес. геол. ин-та, нов. сер., 1967, т. 123, с. 74—100. — *Буданцев Л. Ю.* Олигоценовая флора Северного Приаралья. — Пробл. бот., т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 190—252. — *Васильев И. В.* Отпечатки листьев *Nelumbo* из третичных отложений Казахстаиа. — Палеонт. журн., 1961, № 1, с. 139—143. — *Васильев И. В.* Флора и климат Великого озерного неогенового этапа в Казахстане. — В кн.: Великий озерный этап в неогеновой истории Зауралья и его палеоландшафты. Л.: Изд. ВГО СССР, 1979, с. 73—79. — *Вахрамеев В. А.* Континентальные и солоноватоводные отложения олигоцена Северного Приаралья и северных чинков Устюрта. — Изв. АН СССР, сер. геол., 1949, вып. 4, с. 19—48. — *Жилин С. Г.* Первый третичный вид рода *Aponogeton* (*Aponogetonaceae*). — Бот. журн., 1974а, т. 59, № 8, с. 1203—1206. — *Жилин С. Г.* Третичные флоры Устюрта. Л.: Наука, 1974б. 122 с. — *Жилин С. Г.* Алтын-Шокысы, возвышенность. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР, т. 2. Л.: Наука, 1982, с. 183. — *Жилин С. Г.* Основные этапы формирования умеренной лесной флоры в олигоцене — раннем миоцене Казахстана. Л.: Наука, 1984. 102 с. — *Жилин С. Г., Снигиревская Н. С.* Уникальное местонахождение *Nelumbo* Adans. в аквитанских отложениях Западного Казахстана. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 6, с. 859—863. — *Ильинская И. А.* Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. Л.: Наука, 1968. 122 с. — *Колаковский А. А.* *Quercus* L. 1. Виды, установленные по листьям и отпечаткам плодов. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР, т. 2. Л.: Наука, 1982, с. 89—110. — *Корнилова В. С.* Нижнемиоценовая флора Кушука. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1960. 112 с. — *Криштофович А. Н., Байковская Т. Н.* Сарматская флора Крынки. М.; Л.: Наука, 1965. 134 с. — *Криштофович А. Н., Палибин И. В., Шапаренко К. К. и др.* Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 8, 1956, вып. 1, с. 5—180. — *Кутузкина Е. Ф.* Сарматская флора Армавира. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 8, 1964, вып. 5, с. 145—230. — *Лавров В. В.* Отложения миоценового аральского горизонта и палеогеография Великого озерного этапа на равнинах и межгорных впадинах Зауралья. — В кн.: Великий озерный этап в неогеновой истории Зауралья и его палеоландшафты. Л.: Изд. ВГО СССР, 1979, с. 3—21. — *Меницкий Ю. Л.* Обзор видов рода *Quercus* L. Евразии. Л.: Наука, 1982. 58 с. — *Палибин И. В.* Ископаемые растения берегов Аральского моря. — Изв. Туркест. отд. Рус. геогр. об-ва, 1907, т. 4, вып. 7, с. 1—18. — *Пилипенко Ф. С.* Семейство Дереновые — *Cornaceae* Link. — В кн.: Деревья и кустарники СССР, т. 5, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 200—238. — *Пояркова А. И.* Новые материалы к третичной флоре Северного Приаралья. — Тр. Нефт. геол.-развед. ин-та, сер. А, 1935, вып. 39, Палеобот. сб. № 2, с. 3—21. — *Пояркова А. И.* К вопросу о систематических отношениях внутри линнеевского рода *Cornus* L. — Бот. мат. герб. Бот. ин-та АН СССР, 1950, т. 12, с. 164—180. — *Пояркова А. И.* Семейство Кизиловые — *Cornaceae* Link. — В кн.: Флора СССР, т. 17, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951, с. 315—348. — *Раюшкина Г. С.* Новые данные по олигоценовой флоре Западного Казахстана. — В кн.: Мезокайнозойская фауна и флора Северо-Западного Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1977, с. 163—177. — *Раюшкина Г. С.* Новый вид рода *Rhus* (*Anacardiaceae*) из олигоцена Северного Приаралья. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 5, с. 745—748. — *Сваричевская З. А.* Геоморфология Казахстана и Средней Азии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. 296 с. — *Синельникова В. Н., Фотьянова Л. И., Челебаева А. И. и др.* Мио-плиоцен Западной Камчатки. — Тр. Геол. ин-та АН СССР, 1976, вып. 294, с. 3—280. — *Узнадзе М. Д.* Растительные остатки из континентальных третичных отложений Северного Приаралья. — В кн.: Сборник памяти А. Н. Криштофовича. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 213—233. — *Фаталиев Р. А.* Сарматские папоротники из междуречья Куры и Иори. — Бот. журн., 1961, т. 46, № 9, с. 1315—

1320. — *Фаталиев Р. А.* Морфологическая характеристика третичных папоротников *Pteris parschlugiana* Unger emend. и *Osmunda heeri* Gaudin emend. Деп. в ВИНИТИ, № 6706—73 Деп. от 3 VII 1973. 11 с. — *Челебаева А. И.* Миоценовые флоры Восточной Камчатки. М.: Наука, 1978. 154 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шварёва Н. Я.* Миоценовая флора Предкарпатья. Киев: Наук. думка, 1983. 160 с. — *Штефырца А. Г.* Раннесарматская флора Бурсука. Кишинев: Штиинца, 1974. 154 с. — *Яншин А. Л.* Геология северного Приаралья. Стратиграфия и история геологического развития. — В кн.: Материалы к познанию геол. строения СССР, нов. сер. М.: Изд-во МОИП, 1953, вып. 15 (19). 736 с. — *Gaudin C. Th.*, *DelaHarpe Ph.* Flore fossile des environs de Lausanne. — Bul. Soc. Vaud. Sci. Nat., 1856, t. 4, p. 3—43. — *Goeppert H. R.* Die tertiäre Flora von Schossnitz in Schlesien. Görlitz: Heyn'sche Buchhandlung (E. Remer), 1855. 52 S. — *Grangeon P.* Contribution à l'étude de la paléontologie végétale du massif du Coiron. — Mém. Soc. His. Nat. d'Auvergne, 1958, N 6, p. 7—291. — *Hantke R.* Die fossile Flora der obermiozänen Oehninger—Fundstelle Schrotzburg. — Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges., 1954, Bd 80, Abh. 2, S. 31—118. — *Heer O.* Flora tertiaria Helvetiae, Vol. 3, Winterthur: Wurster u. Comp., 1859. 101 S. — *Kováts J.* Fossile Flora von Erdöbénye. — Arb. Geol. Ges. Ungarn, 1856, Hf 1, S. 1—78. — *Kräusel R.* Die Pflanzen der schlesischen Tertiärs. — Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst., 1919 (1917), Bd 38, T. 2, Hf 1—2, S. 1—338. — *Krüssmann G.* Handbuch der Laubgehölze, Bd 1. Berlin: Paul Parey, 1960. 495 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 VII 1984.

SUMMARY

The species new to the Late Oligocene flora of Altyn-Shokysy tableland are described and some drawings and photographs are given. The species are *Osmunda heeri*, *Quercus pseudorobur*, *Betula subpubescens* and *Cornus graeffii*. The article also contains a concise characteristics of the Late Oligocene and Early Miocene floras of the North-East Aral See region. The age of the Altyn—Shokysy floras is established based upon their comparison with standard floras dated by the investigation of marine mollusca. Additional way of the age determination by index-fossil species is also used.

УДК 581.331.2 : 582.391.2

Н. И. Габараева

РАЗВИТИЕ СПОР У *PSILOTUM NUDUM* (*PSILOTACEAE*): ИЗМЕНЕНИЕ ЦИТОПЛАЗМЫ И КЛЕТОЧНЫХ ОРГАНЕЛЛ В ЗИГОТЕНЕ—ПАХИТЕНЕ ПРОФАЗЫ I МЕЙОЗА

N. I. GABARAJEVA. THE DEVELOPMENT OF SPORES IN *PSILOTUM NUDUM* (*PSILOTACEAE*): THE CHANGES IN CYTOPLASM AND ORGANELLES OF SPORE MOTHER CELLS FROM ZYGOTENE TO PACHYTENE

В ранней профазе I мейоза (лептотена) в материнских клетках спор у *Psilotum nudum* происходит смена типа межклеточных связей — плазмодесмы сменяются цитомиктическими каналами; падает число свободных рибосом в цитоплазме, появляется много автолитических вакуолей и начинают дедифференцироваться клеточные органеллы, особенно пластиды. Эти изменения продолжаются в зиготене; гранулярный эндоплазматический ретикулум заменяется секреторным агранулярным ретикулумом, аппарат Гольджи на этой стадии становится очень активным. Дедифференциация пластид и падение числа рибосом особенно выражены в пахитене: появляются чашевидные пластиды, контактирующие с цистернами АЭР. На этой же стадии возникают многочисленные пальцевидные инвагинации ядерной оболочки. Этот комплекс изменений известен для некоторых моментов онтогенеза у растений и связывается со спорофитно-гаметофитным переходом. Анализ литературных данных по различным группам растений показывает, что у гомоспоровых вышеуказанный комплекс изменений приурочен к двум периодам жизненного цикла: спорогенезу и гаметогенезу, а у гетероспоровых растений — к одному периоду: мега- или микроспорогенезу и следующей за ними дифференциации женского и мужского гаметофитов.

Как было отмечено ранее (Габараева, 1984), исследование мейоза во время микроспорогенеза у цветковых (Mackenzie e. a., 1967; Dickinson, Heslop-Harrison, 1970b; Heslop-Harrison, 1971) и у некоторых споровых растений (Pettitt, 1978; Scheffield, Bell, 1979; Scheffield e. a., 1983) показало наличие значительной цитоплазматической реорганизации. Цитоплазматические органеллы (в основном пластиды и митохондрии) в течение мейоза подвергаются дедифференциации, а бо́льшая часть рибосом — элиминации, причем эти процессы достигают наибольшего развития в средней профазе I, а именно в пахитене. Совокупность рибосом восполняется в течение или после мейотического митоза, и этот процесс коррелирует с поведением ядрышек: цепочки дополнительных ядрышек — нуклеолоидов — отходят от ядрышкоорганизующего центра во время пахитены (Dickinson, Heslop-Harrison, 1977) и затем оказываются в цитоплазме; с ними связывают восстановление числа рибосом. Органеллы, достигая максимального структурного упрощения в пахитене, подвергаются последующей редифференциации в ходе мейоза. Эти изменения рассматривают как присущие спорофитно-гаметофитному переходу и считают, что они служат для предотвращения перенесения внеядерной диплофазной информации в гаплоидную спору (Heslop-Harrison, 1971).

При исследовании предмейотической интерфазы и ранней профазы I мейоза в материнских клетках спор (МКС) *Psilotum nudum* было показано начало реорганизации цитоплазмы (Габараева, 1984). Цель данного исследования — проследить развитие этого процесса в средней профазе: зиготене и пахитене.

Материал и методика

Молодые зеленые синангии *Psilotum nudum* (L.) Beauv. собирали в оранжереях БИН АН СССР. Материал фиксировали глутаровым альдегидом с пости-

фиксацией OsO_4 при комнатной температуре, затем заливали в эпоновые смолы по общепринятой методике, а полученные ультратонкие срезы изучали в электронном микроскопе (см. подробнее: Габараева, 1984).

Результаты исследования

Были исследованы 3 стадии профазы I: зиготена, пахитена и диплотена.

Зиготена. В процессе обособления групп МКС путем проникновения питающего ценоцитного плазмодия между некоторыми МКС небольшие их группы (на срезе — по 3—8 клеток) оказываются изолированными и лежат в полости ячей, ограниченных сохранившейся общей плазмалеммой объединившихся в периплазмодий питающих клеток; в плазмодиальной массе разбросаны округлые ядра бывших клеток, содержащие ядрышки с полостью внутри. Полость ячеи заполнена главным образом электронно-прозрачным веществом с включениями в виде электронно-прозрачных пузырьков и осмиофильных гранул. В границах одной ячеи МКС находятся в одной какой-либо фазе мейоза, но и в пределах каждой фазы полной синхронности нет, особенно это наблюдается в профазе — наиболее длительной фазе мейоза.

Стадия зиготены определяется появлением синаптонемных комплексов (СК). В одном и том же ядре наблюдаются вполне сложившиеся с центральным элементом СК, отдельные хромосомы с осевыми тяжами, т. е. еще лептотенные хромосомы, а в центре ядра — СК в процессе формирования, здесь отмечена бифуркальная фигура: хромосома с осевым тяжем находится в процессе присоединения к центральному элементу, уже соединенному с осевым тяжем гомологичной хромосомы. Позднее своими терминальными участками СК прикрепляются к определенному участку внутренней ядерной мембраны, образуя при этом пучек петель — синаптический «букет». Наличие и состояние СК позволяют определить стадию мейотической профазы.

Ядерная оболочка МКС на большем протяжении более или менее ровная, с многочисленными порами, местами делает значительные изгибы (рис. 1). Наблюдаются небольшие расширения перинуклеарного пространства. Ядрышки становятся более электронно-плотными, их гранулярный и фибриллярный компоненты плохо различимы. Следует подчеркнуть наличие диморфизма ядер МКС: в одних ядрах нуклеоплазма довольно темная, в других — гораздо светлее, и на ее фоне СК выделяются контрастнее.

В цитоплазме МКС содержится большое число пузырьков Гольджи, из-за чего она приобретает пенистый вид (рис. 2, *1*). Следует отметить, что пузырьковый компонент Гольджи на стадии зиготены преобладает над диктиосомами. В цитоплазме также много вакуолей и цитосом — автолитических вакуолей II порядка (рис. 1; 2, *1*). Эндоплазматический ретикулум (ЭР) представлен трубчатыми и везикулярными элементами агранулярного эндоплазматического ретикулума (АЭР) (рис. 1), свободных рибосом мало. Пластиды имеют электронно-плотную строму, пластоглобулы, но лишены крахмала и у них почти нет тилакоидной системы; форма пластид большей частью овальная. Встречаются пластиды с частично редуцированной стромой (рис. 1). Митохондрии, как и в лептотене, сферически-овальные, с трубчатыми кристами, но более электронно-плотные. Заметно преимущественное скопление органелл на одном полюсе клетки (рис. 2, *1*). Липидные капли рассеяны в цитоплазме, контур их не всегда четкий. Микротельца есть, микротрубочки не выявлены. Оболочка МКС выглядит менее электронно-плотной, ее фибриллярный компонент расположен более рыхло; появляются локальные межклетники (рис. 1). Цитомиктические каналы есть, но их меньше, чем в лептотене.

Пахитена. Пахитенные МКС хорошо отличимы от зиготенных значительно более сильной конденсацией хроматина бивалентов вокруг СК (рис. 3; 4, *1* — см. вклейку). Если большинство СК в ядрах МКС перерезано продольно, то во многих их участках хорошо заметны витки малой хромосомной спирали. На продвинутой стадии пахитены компактность хроматина в СК не меньше, чем у метафазных хромосом (рис. 4, *1*, *2*, *4*). В ядрышке появляются электронно-прозрачные вакуоли, оно образует инвагинации.

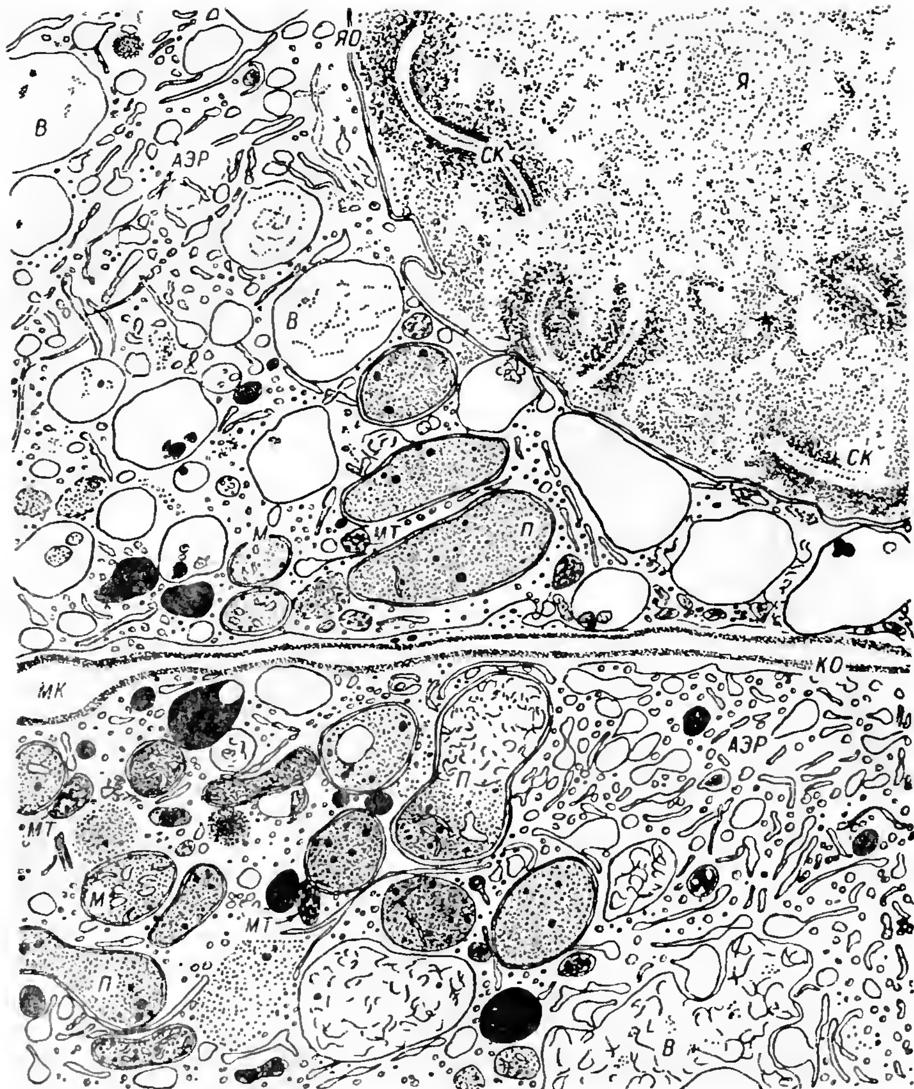


Рис. 1. Граница между двумя материнскими клетками спор на стадии зиготены у *Psilotum nudum*.

я — ядро, *яо* — ядерная оболочка, *ск* — синаптонемный комплекс, *в* — вакуоль, *п* — пластида, *м* — митохондрия, *ко* — клеточная оболочка, *мт* — микротело, *мк* — межклетник, *аэр* — агранулярный эндоплазматический ретикулум. ×12 500.

Проследим изменение характера цитоплазмы МКС на этой стадии по сравнению со стадией зиготены (рис. 4, *2*). Цитоплазма более электронно-прозрачна: в ней меньше рибосом (имеющиеся рибосомы собраны в полисомы), более редки профили АЭР (рис. 5, *2*—*3* — см. вклейку), трубки которого отчленяют довольно крупные пузырьки с гранулярно-фибриллярным содержимым; такие пузырьки замечены также вблизи оболочки МКС. Между плазмалеммой и оболочкой пахитенных МКС наблюдаются скопления мелких электронно-плотных пузырьков одинакового размера; скопления эти, возможно, представляют собой ломасомы. В цитоплазме содержится значительное число цитосегресом. Видны стопки микротрубочек (рис. 5, *1*), ориентированные в разных направлениях. Диктиосомы отчленяют меньше пузырьков. Микротельца мы не наблюдали. Многочисленные мелкие полости в ядре (рис. 4, *2*), ограниченные двойной мембраной, являются поперечно срезанными довольно узкими инвагинациями ядерной оболочки внутрь нуклеоплазмы (рис. 4, *3*, *4*). Часто на срезах ядра

Рис. 2. Поляризация материнских клеток спор на стадиях поздней зиготены (*1*) и диплотены (*2*) у *Psilotum nudum*.

пг — пузырек Гольджи, *б* — бивалеиты, *лк* — липидная капля, *лпп* — лопасть питающего периплазмодия, *цс* — цитосома. Остальные обозначения те же, что на рис. 1. Увел.: *1* — 7000, *2* — 3000.

внутри инвагинаций видны также мультимембранные тела. Число ядерных пор значительно уменьшается.

Большинство пластид резко видоизменяется: они имеют причудливые очертания и образуют чашевидные инвагинации (рис. 5, *1—3*). Строма их становится светлее, иногда заметны остатки трубчатой тилакоидной системы (рис. 5, *3*). У пластид часто отмечены полые почковидные выросты, одетые ретикулярным

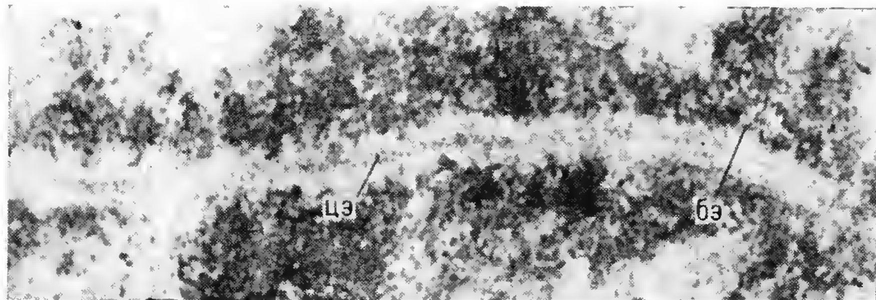


Рис. 3. Зиготенный синаптонемный комплекс.

цэ — центральный элемент, *бэ* — боковой элемент. ×34 000.

футляром (рис. 5, *1—2*); встречаются пластиды гантелевидной формы (рис. 5, *1*). Наблюдаются также контакты щелевидного типа между наружной мембраной ядра и пластид, причем в щели находится осмиофильное вещество (рис. 5, *3*). У некоторых пластид отмечена редукция стромы. На этой стадии мейоза часто можно видеть контакты ЭР не только с пластидами, но и с плазмалеммой, кнаружи от которой лежит фибриллярная оболочка МКС, а также картины перехода наружной ядерной мембраны в трубки ЭР (рис. 5, *2—3*). У митохондрий кристы иногда несколько раздуты.

Диплотена. В диплотене происходит разрушение СК, и в бивалентах они более не просматриваются (рис. 2, *2*). Основные ультраструктурные черты цитоплазмы остаются теми же, что и на предыдущих стадиях. Отметим только, что на этой стадии опять заметна поляризация цитоплазмы: ядро находится в центре клетки, а пластиды, митохондрии и остальные органеллы (кроме вакуолей и липидных капель) собраны преимущественно на двух противоположных полюсах клетки (рис. 2, *2*). Существенно, что инвагинации ядерной оболочки, наблюдаемые в пахитене, в диплотене отсутствуют.

Стадия диакинеза очень кратковременна, и нам не удалось ее наблюдать.

Обсуждение результатов

Наши электронно-микроскопические данные по структуре СК позволяют сделать вывод, что лежащие рядом в ячее МКС находятся на разных стадиях профазы: от лептотены до диплотены. В лептотене хромосомы имеют центральные стержневые образования — осевые тяжи; для зиготены характерно попарное объединение гомологичных хромосом в биваленты с образованием СК. Однако, как отметил P. Moens (1968), отдельные хромосомы с осевыми тяжами присутствуют не только в лептотене, но и в зиготене, так как зиготена — довольно растянутая во времени стадия, в ходе которой количество парного хромосомного материала увеличивается, а непарного — уменьшается. В соответствии с этим различают раннюю, среднюю и позднюю зиготену. В той же работе Moens показывает, что в зиготене присутствуют также бифуркальные хромосомные образования, когда две гомологичные хромосомы частично уже образовали СК, а концы их еще являются самостоятельными.

Другой характерной чертой стадии зиготены является прикрепление СК к внутренней ядерной мембране с образованием так называемого синаптического букета. Вопреки прежним представлениям выяснено, что на стадии лептотены—зиготены хроматин более деконденсирован, чем в любой другой период, включая предмейотическую интерфазу, последующие стадии мейоза и митотический цикл (La Cour, Wells, 1977). В пахитене хроматиновые нити упакованы вокруг СК более компактно, чем в зиготенных бивалентах. В развитой пахитене степень компактности хроматина не меньше, чем в метафазных хромосомах, а на ультратонких срезах слой хроматина имеет гантелевидные расширения, представляющие собой оптический срез «малой спирали» бивалентов (Богданов, 1983). Синаптический букет в пахитене постепенно исчезает. На стадии диплотены СК разрушаются.

У *P. nudum* в полости одной ячеи чаще всего наблюдаются зиготенные и пахитенные МКС, что, видимо, свидетельствует об относительной быстротечности остальных стадий профазы. Исходя из того, что в ядрах некоторых зиготенных МКС СК находятся в состоянии формирования, а в других преобладают уже сформированные СК, эти стадии мы определяем как среднюю и позднюю зиготену с дисперсным и более компактным хроматином в бивалентах соответственно. Именио разницей и упаковке хроматина в бивалентах объясняетси наличие диморфизма ядер зиготенных МКС.

В зиготене у голосеменных и цветковых снаружи микроспороцитов откладывается каллозная, лишенная структуры оболочка, называемая специальной клеточиой оболочкой. У исследованных папоротникообразных (Pettitt, 1971) специальная оболочка является отчетливо фибриллярной (т. е. не каллозной) и окрашивается положительно при реакции на кислые мукополисахариды. Известно, что у молодых тетраспор *P. nudum* полисахаридная оболочка лишена каллозы (Lugardon, 1979), а сами тетраспоры внутри тетрады оказынаются погруженными в нектиновые слизи (David, 1958). В ходе мейоза мы наблюдали постепенное утолщение оболочки, идущее параллельно с уменьшением компактности ее фибриллярного компонента, а также появление просветов между оболочками соседних МКС — схизогенных полостей — вследствие разрушения срединной пластинки. Вероятнее всего, что электронно-прозрачные пузырьки и осмиофильные гранулы, наблюдающиеся как в полости ячей, содержащих группы МКС, так и в лопастях питающего периплазмодия, ограничивающего эти ячеи, содержат гидролитические ферменты и слизи, выделяемые периплазмодием, которые растворяют срединные пластинки между МКС и заполняют образующиеся просветы. Постепенное накопление слизей между МКС и приводит, очевидно, к тому, что к концу мейоза тетраспоры оказываются погруженными в слизь. Утолщение оболочки МКС происходит, видимо, вследствие ее достраивания в результате синтеза полисахаридов аппаратом Гольджи: именно на этой стадии в цитоплазме МКС наблюдается большое число пузырьков Гольджи. До сих пор неизвестно точно, где образуются сахара, служащие мономерами для синтеаа полисахаридов; крахмал пластид, видимо, играет здесь лишь второстепенную роль. Заметим кстати, что у *P. nudum* крахмал из пластид начинает исчезать именно на стадии зиготены, т. е. тогда, когда начинается секреция нолисахаридов, а в пахитене и на дальнейших стадиях он обычно вовсе отсутствует. Весьма интересен также в связи с отмечениыии нами у *P. nudum* во время мейоза процессами локального автолиза тот факт, что в некоторых секретирующих полисахаридную слизь клетках источниками углеводов являются почти исключительно продукты локального автолиза цитоплазмы (Васильев, 1977). Это весьма вероятно и для МКС *P. nudum*, и вообще для мейоцитов растений, для которых показана реорганизация цитоплазмы.

Безусловно, трудно объяснить происходящие процессы лишь на основе морфологического исследования, без цитохимических данных. Однако можно сделать еще одио предположение, вытекающее из результатов исследования предмейотической интерфазы и лептотены. Для первой из них характерна синтетическая активность ГЭР, возможно — синтез литических ферментов; для второй — повышенное содержание в цитоплазме автолитических вакуолей. На следующих стадиях — в зиготене и пахитене — автолитическая активность цитоплазмы остается высокой: цитосомы постоянно видны в цитоплазме. Исходя из этого, возможно, что многочисленные пузырьки Гольджи на стадии зиготены способствуют перенесению гидролитических ферментов в автолитические вакуоли. Вероятно, эти ферменты предназначвны также для частичного разрушения первичной целлюлозной оболочки МКС, как это было показано для голосеменных растений (Козубов и др., 1982).

Начиная со стадии пахитены и на последующих стадиях гиалоплазма МКС у *P. nudum* выглядит почти пустой из-за резкого снижения числа рибосом. О резком падении числа рибосом в средней профазе мейоза сообщено для цветковых растений(D ickinson, Heslop-Harrison, 1970a, 1977; Medina e. a., 1981); при подсчете числа рибосом на единицу объема и количества РНК на клетку для периода пахитена—диакинез получены минимальные значенин, близкие к нулю (Mackenzie e. a., 1967). Такое же явление описано у папоротников (Scheffield,

Bell, 1979) и у плауна *Selaginella sulcata* (Pettitt, 1977). Для голосеменных растений не отмечалось существенного падения числа рибосом и наблюдалось объединение отдельных рибосом в полисомы, т. е. активации рибосомного аппарата (Willemse, 1971; Козубов и др., 1982). Таким образом, профазная элиминация рибосом во время мейоза является, очевидно, более или менее широко распространенной. Что же касается наблюдаемого у различных групп растений механизма восстановления числа рибосом в конце мейоза, то у *P. nudum*, действительно, в молодых тетраспорах, образовавшихся в результате мейоза, численность рибосом восстановлена (Lugardon, 1979), однако структуры, сходные с нуклеолоидами цветковых или с псевдонуклеолоидами папоротников, мы не наблюдали, и хотя структура ядрышка меняется от стадии к стадии, неясно, как именно восстанавливается у *P. nudum* численность рибосом: видимо, наши данные по этому вопросу фрагментарны.

У *P. nudum* в цитоплазме МКС в предмейотической интерфазе и всей профазе присутствуют липидные капли, причем в диплотене, когда цитоплазма МКС поляризована, они, а также вакуоли в поляризации не участвуют и распределены в клетке равномерно. Одиночные липидные капли являются обычным элементом цитоплазмы МКС в профазе мейоза у папоротников (Сурова, 1981), голосеменных (Willemse, 1971; Козубов и др., 1982) и покрытосеменных растений (Heslop-Harrison, Dickinson, 1967).

В средней профазе мейоза у *P. nudum* ультраструктура митохондрий практически не меняется, происходит лишь некоторое уменьшение их размеров, тогда как пластиды претерпевают значительные изменения. Сравнение наблюдающихся у этого вида изменений пластид с таковыми у других групп растений показывает присутствие всех описанных нами особенностей у тех или иных растений, но часто в другом сочетании, либо в иной момент онтогенеза. Так, при созревании яйцевых клеток у листостебельного мха *Physcomitrium coorgense* происходит значительная дедифференциация пластид: исчезает крахмал, остаются лишь фрагменты тилакоидов (Manohar Lal, Bell, 1977). У равноспорового папоротника *Anemia phyllitidis* в зиготене—пахитене, а также в тетраспорах отмечены чашевидные пластиды (Сурова, 1983); у плауна *Selaginella* при мегаспорогенезе в профазе I мейоза, а также у молодых микроспор наблюдается контакт крупной, слабо дифференцированной пластиды с ядерной оболочкой (Pettitt, 1971, 1977). Автор не обсуждает значения такого контакта, так как одно лишь морфологическое наблюдение этого явления мало что объясняет, как и отмеченный нами контакт пластид с ядром у *P. nudum* в пахитене мейоза. Однако следует подчеркнуть, что это явление в обоих случаях совпадает с процессами дедифференциации большей части органелл и с процессами автофагии в цитоплазме. У *P. nudum* МКС в процессе мейоза, так же как и мегаспороциты у *Selaginella*, подвергаются значительной структурной перестройке, в ходе которой контакт пластид с ядром и, возможно, передача информации в местах щелевидного контакта их мембран могут быть необходимы. Такой тип контакта (между разнородными мембранами) в связи с асимметрией структуры может приводить к односторонней проницаемости (Данилова, Гамалей, 1979). Пластиды с почковидными выростами, полыми внутри, наблюдающиеся в пахитене у *P. nudum*, описаны также в профазе у мегаспороцитов и у мегаспор плауновидных *Izoëtes* (Pettitt, 1976) и трактуются автором как частный случай нормального деления пластид перетяжкой.

У голосеменных растений показано отсутствие изменений пластид и митохондрий в ходе мейоза (Willemse, 1971; Козубов и др., 1982).

У *P. nudum* в мейозе пластиды не имеют сплошного ретикулярного футляра, однако контакт ЭР прослеживается почти с каждой пластидой. Можно предположить роль контакта пластид с цистернами ЭР, если учесть их чашевидную форму: скорее всего чашевидные пластиды участвуют в процессе локального автолиза цитоплазмы наряду с автолитическими вакуолями. В пользу такого предположения говорят наличие полуразрушенных остатков цитоплазматических структур в инвагинациях гигантских чашевидных пластид на стадии телофазы I мейоза у *P. nudum* (наши неопубликованные данные) и аналогичные наблюдения над насекомоядными растениями, вырабатывающими пищеварительные ферменты, и над терпеноидогенными клетками голосеменных (Васильев, 1977).

Много общего обнаруживается в поведении пластид в мейозе у *P. nudum* и покрытосеменных растений: крахмал в пластидах исчезает, редуцируется их внутренняя структура, появляются чашевидные инвагинации, и часто на тех же стадиях мейоза, что и у *P. nudum* (Dickinson, Heslop-Harrison, 1970a, 1977; Luck, Jordan, 1980; Medina e. a., 1981).

На протяжении мейоза у *P. nudum* периодически наблюдается поляризация МКС. Впервые поляризация цитоплазмы, выражающаяся в преимущественном скоплении пластид и митохондрий в одной половине МКС, наблюдается в зиготене, она сопряжена с поляризацией ядра — образованием так называемого синаптического букета хромосом. Синаптический букет у *P. nudum* описан в светооптических исследованиях (Hiraoka, 1941; David, 1965), причем показано, что пластиды с большим количеством крахмала скапливаются в области клетки, противоположной основанию букета (Hiraoka, 1941). Мы наблюдали скопление на одном полюсе МКС не только пластид, но и других органелл, а пластиды в это время большей частью были лишены крахмала. Это же явление отмечено в зиготене у папоротников *Anemia phyllitidis* и *Lygodium japonicum* (Сурова, 1983). Биологический смысл поляризации МКС на этой стадии нам не ясен, хотя понятно, что это как-то связано с формированием синаптического букета. Полярность МКС на другой стадии, в диплотене, — предвестник четкой поляризации гиалоплазмы в метафазе I и уже не связана с ядром, которое в это время не поляризовано; возможно, здесь играют роль места контакта МКС друг с другом. Во всяком случае поляризация МКС в зиготене и диплотене означает высокий уровень метаболитической активности клетки в эти моменты.

Особое внимание следует уделить изменению ядерно-цитоплазматических взаимодействий, наблюдающемуся у *P. nudum* в пахитене. До наступления стадии пахитены области клетки, занимаемые ядром и цитоплазмой, хорошо различимы: в предмейотической интерфазе оболочка ядра ровная, в лептотене — слегка волнистая, в зиготене — более извитая. Интересно, что методом замораживания-травления было показано, что ядерные поры у *P. nudum* будучи равномерно распределены перед мейозом в пахитене — диплотене распределены не равномерно, а группами (Fabbri, 1972; Fabbri, Morassii Bonzi, 1976). Это объясняет значительное уменьшение числа ядерных пор, наблюдаемое нами на срезах на стадии пахитены. На этой стадии вследствие образования многочисленных пальцевидных инвагинаций ядерной оболочки значительно увеличивается контакт ядра и цитоплазмы. Сходные картины отмечены у растений различных групп: у мхов при спорогенезе (Brown, Lemmon, 1982) и при гаметогенезе (Manohar Lal, Bell, 1977), у равноспоровых папоротников при спорогенезе (Сурова, 1983) и при гаметогенезе (Bell, 1963, 1975), у голосеменных при микроспорогенезе (Aldrich, Vasil, 1970; Vasil, Aldrich, 1971; Dickinson, Bell, 1970; Willemse, 1971; Козубов и др., 1982), у цветковых при мегаспорогенезе (Woodcock, Bell, 1968) и при микроспорогенезе (Богданов, 1983). Возможно, такие ядерно-цитоплазматические взаимодействия являются общими и связаны с началом гаметофитного роста (Bell, 1975). Действительно, последняя работа E. Scheffield с соавторами (1983) по изучению спорогенеза у апогамного папоротника *Dryopteris borreri*, для которого характерен спорофитный уровень плоидности в течение всего жизненного цикла, выявила наличие ядерных вакуолей (сильных расширений перинуклеарного пространства) в профазе I мейоза, а также наличие этапа де- и редифференциации органелл и элиминации рибосом, что говорит о связи этих явлений со спорофитно-гаметофитным переходом даже при отсутствии перехода от диплофазы к гаплофазе.

Если теперь пересмотреть все приведенные выше примеры повышения уровня взаимодействия цитоплазмы и ядра по их приуроченности к моменту онтогенеза, то выясняется, что у гомоспоровых растений в цикле развития наблюдается два таких периода: 1) период смены спорофитного типа роста гаметофитным в процессе мейоза (спорогенез у равноспоровых); 2) период дифференциации тела (гаметогенез у равноспоровых). Поскольку у всех «гетероспоровых» растений в широком смысле слова эти два процесса в цикле развития сближены и следуют друг за другом (микро- или макрогаметогенез и начало развития гаметофита у гетероспоровых папоротников и плаунов, голо- и покрытосеменных), у них наблюдается один период проявления необычных ядерно-цитоплазматиче-

ских взаимоотношений. Тесное взаимодействие ядра и цитоплазмы в эти ключевые моменты онтогенеза необходимо, видимо, в связи с изменением функционирования генома ядра и соответствующим переносом информации в цитоплазму, за которым следует ее перестройка. С этой точки зрения, видимо, и нужно рассматривать все те изменения органелл, которые мы описали выше и имеются в литературе, причем последние вполне укладываются в рамки вышеуказанных представлений.

Кратко суммируем вышеизложенные данные об изменениях пластид по их приуроченности к стадиям развития. У равноспоровых папоротников элиминация пластид отмечена во время развития яйцеклетки (*Pteridium*, *Dryopteris*), а во время спорогенеза — чашевидные пластиды (*Anemia*, *Psilotum*) или сильно дедифференцированные пластиды (*Pteridium*); в отношении *Anemia* и *Psilotum* нет данных о пластидах во время гаметогенеза, когда следует ожидать их изменений. У гетероспоровых плаунов (*Selaginella*, *Izoëtes*) видоизменение пластид и их контакт с ядром наблюдаются при мегаспорогенезе и в молодых мега- и микроспорах. У голосеменных растений не было отмечено изменений органелл при микроспорогенезе, что ставит эту группу в несколько обособленное положение. У покрытосеменных наибольшее упрощение или образование чашевидных пластид отмечено при микро-и мегаспорогенезе (*Lilium*, *Helianthus*, *Pisum*); чашевидные пластиды образуются также у молодых микроспор (*Hyacinthoides*) и на двуядерной стадии зародышевого мешка (*Myosurus*). Таким образом, онтогенетические периоды преобразования пластид те же, что были указаны как критические в отношении изменения ядерно-цитоплазматических взаимоотношений.

Как следует из вышеизложенного, изменениям во время мейоза подвергаются не только пластиды, но в той или иной мере все клеточные структуры; особенно ярко это проявляется в автолитической деятельности цитоплазмы и в элиминации части рибосом. По всей вероятности, в критические моменты онтогенеза, когда происходит смена типа роста или дифференциация пола, необходимо тесное ядерно-цитоплазматическое взаимодействие, которое в свою очередь приводит к кардинальным изменениям в структуре и функционировании клетки.

Из полученных результатов и сравнения их с имеющимися литературными данными можно сделать следующие выводы.

1. Начавшиеся в лептотене в МКС у *Psilotum nudum* снижение числа рибосом и повышение уровня гидролитических процессов в цитоплазме усиливаются с течением профазы I мейоза. Параллельно с этими процессами происходит изменение органелл, особенно пластид, которые приобретают чашевидную форму.

2. В пахитене происходит существенное усиление ядерно-цитоплазматического взаимодействия, выражающееся в образовании многочисленных пальцевидных инвагинаций ядерной оболочки, что коррелирует с наибольшими изменениями структуры пластид, контактирующих в это время с ядром, с высоким уровнем образования автолитических вакуолей и элиминацией рибосом.

3. Наблюдающаяся во время мейоза у *P. nudum* реорганизация цитоплазмы и органелл, очевидно, связана со спорофитно-гаметофитным переходом и служит для частичного предотвращения переноса внеядерной диплофазной информации в гаплоидную спору.

4. Изменения цитоплазмы и ее органелл в мейозе у *P. nudum* весьма сходны с таковыми у мхов, плаунов, папоротников и покрытосеменных растений; гораздо меньше общего наблюдается в этом плане между данными группами растений и голосеменными.

5. Результаты исследования спорогенеза у *P. nudum* и анализ литературных данных по другим видам из различных групп позволяют отметить, что у гомоспоровых растений в онтогенезе наблюдаются два периода, для которых характерен повышенный уровень ядерно-цитоплазматических взаимодействий и значительные изменения цитоплазмы и органелл: спорогенез, в ходе которого происходит спорофитно-гаметофитный переход, и гаметогенез, связанный с дифференциацией пола. У гетероспоровых растений (в широком смысле слова), у которых дифференциация пола происходит при спорогенезе, вышеуказанные изменения приурочены к одному этому онтогенетическому моменту.

Автор выражает большую благодарность А. Е. Васильеву за помощь при работе над рукописью.

ЛИТЕРАТУРА

Богданов Ю. Ф. Ультраструктура хромосом и синаптонемного комплекса в профазе мейоза у лилии. — Цитология, 1983, т. 25, № 1, с. 17—23. — *Васильев А. Е.* Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с. — *Габараева Н. И.* Развитие спор у *Psilotum nudum* (*Psilotaceae*): изменение цитоплазмы и клеточных органелл в предмейотической интерфазе — лептотене профазы I мейоза. — Бот. журн., 1984, т. 69. № 11, с. 1441—1450. — *Данилова М. Ф., Гамалей Ю. В.* Структура мембранных контактов в клетках растений. — Тез. докл. XI Всес. конф. по электр. микроскопии, т. 2. (биология). Таллин, 1979, с. 137. — *Козубов Г. М., Тренин В. В., Тихова М. А., Кондратьева В. П.* Репродуктивные структуры голосеменных (сравнительное описание). Л.: Наука, 1982. 104 с. — *Сурова Т. Д.* О формировании липидных комплексов в процессе спорогенеза у *Anemia phyllitidis* (*Schisaeaceae*). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 9, с. 1276—1280. — *Сурова Т. Д.* Электронно-микроскопическое изучение спорогенеза у папоротника *Anemia phyllitidis* (*Schisaeaceae*). — Тез. докл. VII делегат. съезда ВБО, Донецк; Л.: Наука, 1983, 432 с. — *Aldrich H. C., Vasil I. K.* Ultrastructure of the post meiotic nuclear envelope in microspores of *Podocarpus macrophyllus*. — J. Ultrastruct. Res., 1970, vol. 32, N 3—4, p. 307—315. — *Bell P. R.* The cytochemical and ultrastructural peculiarities of the fern egg. — J. Linn. Soc. (Bot.), 1963, vol. 58, N 373, p. 353—359. — *Bell P. R.* Physical interaction of nucleus and cytoplasm in plant cells. — Endeavour, 1975, vol. 34, N 121, p. 19—22. — *Brown R. C., Lemmon B. E.* Ultrastructure of sporogenesis in the moss, *Amblystegium riparium*. I. Meiosis and cytokinesis. — Amer. J. Bot., 1982, vol. 69, N 7, p. 1096—1107. — *David A.* Formation et constitution des spores chez *Psilotum triquetrum* Sw. — Ann. Univ. Lyon, ser. 3, sect. C.: sci. natur., 1958, N 10, p. 79—85. — *David A.* Contribution à l'étude des *Psilotales*. — Thés. Univ. Lyon, 1965. 147 p. — *Dickinson H. G., Bell P. R.* Nncleocytoplasmic interaction at the nuclear envelope in post-meiotic microspores of *Pinus banksiana*. — J. Ultrastruct. Res., 1970, vol. 33, N 3—4, p. 356—359. — *Dickinson H. G., Heslop-Harrison J.* The behaviour of plastids during meiosis in the microsporocyte of *Lilium longiflorum* Thunb. — Cytobios, 1970a, vol. 6, p. 103—118. — *Dickinson H. G., Heslop-Harrison J.* The ribosome cycle, nucleoli and cytoplasmic nucleoloides in the meiocytes of *Lilium*. — Protoplasma, 1970b, vol. 69, N 2, p. 187—200. — *Dickinson H. G., Heslop-Harrison J.* Ribosomes, membranes and organelles during meiosis in angiosperms. — Phyl. Trans. Roy. Soc. London, B, 1977, vol. 277, N 955, p. 327—342. — *Fabbri F.* Aspetti ultrastrutturali della sporogenesi in *Psilotum nudum* (L.) Beauv. — Giorn. Bot. Ital., 1972, vol. 106, N 5, p. 282. — *Fabbri F., Morassi Bonzi L.* Observations on nuclear pores of freeze-etched spore mother cells of *Psilotum nudum* (L.) Beauv. during early stages of meiotic prophase. I. Preliminary report. — Caryologia, 1976, vol. 28, N 4, p. 549—559. — *Heslop-Harrison J.* The cytoplasm and its organelles during meiosis. — In: Pollen: development and physiology. London: Butterworths, 1971, p. 16—31. — *Heslop-Harrison J., Dickinson H. G.* A cycle of sphaerosome aggregation and disaggregation correlated with the meiotic divisions in *Lilium*. — Phytomorphology, 1967, vol. 17, N 1—4, p. 195—199. — *Hiraoka T.* Studies of mitosis and meiosis in comparison. IV. A contribution to the study of the origin of the «bouquet» and its formation. — Cytologia, 1941, vol. 11, N 4, p. 483—492. — *La Cour L. F., Wells B.* Some morphological aspects of the synaptonemal complex in higher plants. — Phyl. Trans. Roy. Soc. London, B, 1977, vol. 277, N 955, p. 259—266. — *Luck B. T., Jordan E. G.* The mitochondria and plastids during microsporogenesis in *Hyacinthoides non-scripta*. — Ann. Bot., 1980, vol. 45, N 5, p. 511—514. — *Lugardon B.* Sur la formation du sporoderme chez *Psilotum triquetrum* Sw. (*Psilotaceae*). — Grana, 1979, t. 18, N 3, p. 145—165. — *Mackenzie A., Heslop-Harrison J., Dickinson H. G.* Elimination of ribosomes during meiotic prophase. — Nature, London, 1967, vol. 215, N 5104, p. 997—999. — *Manohar Lol, Bell P. R.* Aspects of the differentiation of the egg of the moss *Physcomitrium coorgense* Broth. — Ann. Bot., 1977, vol. 41, N 171, p. 127—131. — *Medina F. J., Risueno M. C., Rodrigues-Garsia M. I.* Evolution of the cytoplasmic organelles during female meiosis in *Pisum sativum* L. — Planta. 1981, vol. 151, N 3, p. 215—225. — *Moens P. B.* The structure and function of the synaptinemal complex in *Lilium longiflorum* sporocytes. — Chromosoma, 1968, Bd 23, Hf 4, S. 418—451. — *Pettitt J. M.* Developmental mechanisms in heterospory. I. Megasporocyte degeneration in *Selaginella*. — Bot. J. Linn. Soc., 1971, vol. 64, N 3, p. 237—246. — *Pettitt J. M.* Developmental mechanisms in heterospory. III. The plastid cycle during megasporogenesis in *Isoetes*. — J. Cell Sci., 1976, vol. 20, N 3, p. 671—685. — *Pettitt J. M.* Developmental mechanisms in heterospory: features of post-meiotic regression in *Selaginella*. — Ann. Bot., 1977, vol. 41, N 171. p. 117—125. — *Pettitt J. M.* Regression and elimination of cytoplasmic organelles during meiosis in *Lycopodium*. — Grana, 1978, vol. 17, N 2, p. 99—105. — *Scheffield E., Bell P. R.* Ultrastructural aspects of sporogenesis in a fern, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. — Ann. Bot., 1979, vol. 44, N 4, p. 393—405. — *Scheffield E., Laird S., Bell P. R.* Ultrastructural aspects of sporogenesis in the apogamous fern *Dryopteris borreri*. — J. Cell Sci., 1983, vol. 63, p. 125—134. — *Vasil I. K., Aldrich H. C.* Histochemistry and ultrastructure of pollen development in *Podocorpus mocrophyllus* D. Don. — In: Pollen: development and physiology. London: Butterworths, 1971, p. 70—74. — *Willemse M. Th. M.* Morphological and quantitative changes in the population of cell organelles during microsporogenesis of *Pinus sylvestris* L. I. Morphological changes from zygotene until prometaphase I. — Acta Bot. Neerl., 1971, vol. 20, N 3,

p. 261—274. — *Woodcock C. L. F.*, *Bell P. R.* Features of the ultrastructure of the female gametophyte of *Myosurus minimus.* — J. Ultrastruct. Res., 1968, vol. 22, N 5—6, p. 546—563.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 10 II 1984.

SUMMARY

The changes of cytoplasm, organelles and nucleocytoplasmic interactions in spore mother cells (SMC) of *Psilotum nudum* during the middle prophase I of meiosis are described. The processes starting to develop in leptotene (previous report) increase in zygotene and especially in pachytene. These are the reduction in the number of ribosomes, elevation of the level of autolytic activity of cytoplasm, dedifferentiation of plastids and formation of the cup-like plastids, surrounded by cisternae of endoplasmic reticulum (ER). These changes are accompanied hy considerable increase in nucleocytoplasmic interactions: in pachytene many finger-like invaginations of nuclear envelope are observed. Reorganization of cytoplasm and organelles during meiosis in SMC of *Psiolotum nudum* is probably connected with sporophyte-gametophyte transition, and it seems to be necessary to provide the appropriate environment for the subsequent expression of gametophytic potentialities.

The changes in cytoplasm and organelles during meiosis of *Psilotum nudum* have much in common with those in mosses, lycopods, ferns and gymnosperms; lesser commonness is observed between these groups of plants and gymnosperms. Analysis of published reports and our data on *Psilotum* allow to conclude that there are two periods in ontogeny of homosporous plants with high level of nucleocytoplasmic interactions and considerable changes in cytoplasm and organelles: 1) sporogenesis, in the course of which sporophyte-gametophyte transition takes place 2) gametogenesis, associated with the determination of sex. In all heterosporous plants (in broad sense of the word) with determination of sex in the course of sporogenesis, the above mentioned changes are confined to this very period.

УДК 581.14

Д. В. Лебедев

ЮЛИУС САКС — ИСТОРИОГРАФ БОТАНИКИ НОВОГО ВРЕМЕНИ (1530—1860)

D. V. LEBEDEV. JULIUS SACHS — A HISTORIOGRAPHER OF BOTANY OF THE NEW TIME (1530—1860)

Анализируется классическое сочинение одного из крупнейших ботаников XIX в. Юлиуса Сакса (1832—1897) «История ботаники от 16-го столетия до 1860 г.» (1875). Эта книга оказала большое влияние на все дальнейшее развитие ботанической историографии. Впервые историю этой науки рассмотрел ученый, стоящий на материалистических позициях и сторонник эволюционного учения. Не видя ничего ценного в ботанике Древнего мира и Средневековья, Сакс ограничился «Новым временем», границы которого для ботаники определяются эпохой Возрождения в начале и возникновением дарвинизма в конце. После этого началась «Новейшая история».

Фундаментальных трудов по истории ботаники, охватывающих длительный период ее развития, всю совокупность ботанических дисциплин и деятельность ботаников всего мира, очень немного. При самом либеральном подходе к их отбору мы не выйдем за пределы двух десятков.

Первые монографии такого рода появились в XIX в. Ранее их роль выполняли исторические разделы таксономических трудов (например, Ж. П. Турнефора и М. Адансона) или библиографические указатели. Завершилась предыстория ботанической историографии двухтомной «Ботанической библиотекой» А. Галлера (Haller, 1771—1772). В ней были описаны и во многих случаях критически оценены не только печатные труды, но и некоторые рукописи.

Собственно историография началась «Историей ботаники» Курта Шпренгеля, изданной на латинском языке (Sprengel, 1807—1808), а затем в расширенной форме — на немецком (Sprengel, 1817—1818). Шпренгель в основном писал о систематике и морфологии растений, особенное внимание уделяя идентификации растений, описанных старыми авторами. Также в начале XIX в. вышла книга «Очерки истории и литературы ботаники» Йозефа Шультеса (Schultes, 1817). Она полностью посвящена систематике и морфологии, но в отличие от Шпренгеля Шультес меньше внимания уделяет античности. До сих пор представляют интерес содержащиеся в ней обширная библиографическая информация и очерк истории ботанических садов.

В этом ряду находится девятая глава трехтомного «Учебника ботаники» Готлиба Бишофа (Bischof, 1839), посвященная истории ботаники и содержащая 413 страниц. Она доводит изложение до создания клеточной теории и превосходит предшественников по широте охвата материала. Библиографическая информация в ней еще богаче, чем у Шультеса. Бишоф внес значительный вклад в ботаническую историографию, но о нем как историке почти никто не упоминает. Характерно, что эти страницы «Учебника» в библиотеке БИН АН СССР в течение 140 лет не были даже разреваны.

Уникальным трудом является четырехтомное исследование Эрнста Мейера «История ботаники» (Meyer, 1854—1857). Труд этот был прерван смертью автора, остановившегося на XVI в. Мейер ввел в историю ботаники множество имен Древнего мира и Средневековья, в том числе внеевропейских. Заслуги Мейера несомненны, но, стремясь к полноте и пытаясь заполнить «пустые периоды»

в развитии ботаники, он отвел слишком много места людям, не сделавшим серьезного вклада в эту науку, а порой даже не имевшим к ней отношения.

Наконец, следует упомянуть книгу Карла Ессена «Ботаника в настоящем в прошлом в культурно-историческом развитии» (Jessen, 1864). Это первая попытка обрисовать историю ботаники на широком культурно-историческом и даже социальном фоне, и в этом плане она интересна. В отличие от аналогичных публикаций — вплоть до настоящего времени — в ней уделено внимание историографии ботаники и применен статистический анализ библиографических материалов для характеристики развития науки. Но Ессен был воинствующим фидеистом, начисто отвергал теорию эволюции, не придавал никакого значения клеточной теории, тем самым совершенно исказив картину развития ботаники в XIX в.

Перечисленные публикации составляли костяк литературы по истории ботаники к 70-м годам XIX в. При всех различиях их авторов никто из них не был ни эволюционистом, ни материалистом. Кроме того, ботаника XIX в. освещена ими очень слабо. О ней ничего не писал Мейер, почти ничего — Шпренгель и Шультес. Бишоф довел изложение до середины 30-х годов, таким образом не включив крупнейших открытий биологии века. Ессен хотя и упомянул о них, но не понял и не принял.

Тем большее значение имел выход в свет книги Юлиуса Сакса «История ботаники от 16-го столетия до 1860 года» (Sachs, 1875), переведенной впоследствии на английский (Sachs, 1890) и французский (Sachs, 1892) языки. Она заслуживает специального рассмотрения, тем более что автор ее — один из крупнейших ботаников второй половины XIX в., труды которого оказали значительное влияние не только на физиологию растений, бывшую его основной специальностью, но и на ряд других дисциплин.

Сакс родился 2 X 1832 г. в Бреславле. Большую роль в его жизни сыграло знакомство с выдающимся чешским биологом и общественным деятелем Я. Э. Пуркине, занимавшим кафедру в Бреславльском университете. Пуркине высоко ценил способности Сакса и, переехав в 1850 г. в Прагу, пригласил его как личного ассистента и художника. Шесть лет Сакс готовил для него микроскопические препараты, зарисовывал их, рисовал таблицы, ассистировал при опытах, овладевая техникой экспериментов, в чем достиг высочайшего мастерства.

Одновременно Сакс сдал экзамены на аттестат зрелости и поступил в университет. В 1856 г. он защитил диссертацию, стал первым приват-доцентом Пражского университета по физиологии растений и ушел от Пуркине. По мнению Э. Прингсгейма (Pringsheim, 1932), автора фундаментальной биографии Сакса, одной из причин их разрыва были идейные разногласия. «Будитель» Пуркине боролся за национальное возрождение чехов, Сакс же был поклонником Бисмарка.

В 50-е годы устанавливаются связи Сакса со многими выдающимися ботаниками — А. Брауном, К. Негели, Ф. Унгером и в особенности с В. Гофмейстером. В 1859 г. Сакс был приглашен в Тарандтскую лесную академию, а в 1861 г. занял кафедру в Поппельсдорфской сельскохозяйственной академии. В 1867 г. Сакс переезжает в Фрейбург, а в следующем году занимает кафедру в Вюрцбургском университете. Здесь он обосновался окончательно, отказавшись от приглашений в Йену, Дерпт, Гейдельберг, Вену, Берлин, Бонн и Мюнхен. Благодаря Саксу этот университет стал мировым центром фитофизиологических исследований. Скончался Сакс 29 V 1897 г.

У Сакса было много непосредственных учеников, в том числе русский ученый О. Баранецкий. Но по существу все ботаники конца XIX и начала XX вв. были учениками Сакса. Они учились по его книгам, не раз переиздававшимся и переведенным на ряд языков, включая русский. Книги эти сыграли большую роль в развитии ботаники. К. А. Тимирязев (1939), относившийся к Саксу очень критически, даже недоброжелательно, писал о «Руководстве по экспериментальной физиологии растений» (Sachs, 1866): «Это был, несомненно, поворотный пункт в ботанической литературе — область физиологии в первый раз строго отделилась от других частей ботаники, особенно от микроскопической анатомии, что послужило толчком к развитию экспериментального исследо-

вания не только в Германии, но благодаря появившимся вскоре переводам и во Франции, и в Англии и в России» (с. 175).

Некоторое представление о роли Сакса, часто именуемого «основателем современной физиологии растений», в развитии ботаники можно получить по частоте упоминания о нем в книгах по ее истории, вышедших в XX в. Он стоит на первом месте среди всех ученых у М. Мёбиуса (Möbius, 1937), у Г. Рида (Reed, 1942), на четвертом (после Дарвина, Тимирязева и Линнея) — в «Краткой истории ботаники» (Базилевская и др., 1968) и на втором (после Дарвина) у К. Мегдефрау (Mägdefrau, 1973). В указателе к «Сочинениям» Тимирязева Сакс упоминается чаще всех других ученых, за исключением, конечно, Дарвина.

«История ботаники» Сакса была издана как 15-й том серии «История наук в Германии», предпринятой Баварской академией наук. Но посвящена она истории мировой ботаники. Нижняя временна́я граница ее определена четко. Кончилось Средневековье, стали доступными сочинения греков, римлян и арабов, и на этой основе началось самостоятельное развитие ботаники. Сакса-экспериментатора совершенно не интересовала древность, которой так много внимания уделяли его предшественники.

Сакс в Предисловии пишет, что, учитывая массу материала, относящегося к истории ботаники, он вынужден проводить строгий отбор фактов, считая главной задачей «разыскивать первое появление научных идей и их дальнейшее развитие в обстоятельные теории» (с. 9) и не обращать внимание на тех, кто походя высказывает мысли, не получившие развития. Поэтому Сакс не останавливается на авторах, которых хотят представить «первыми основоположниками теории эволюции», утверждая, что все сделанное до Дарвина не имело значения.

Не упоминая К. Ессена, но явно полемизируя с ним, Сакс отказывается от характеристики культурно-исторического фона; единственной своей задачей он считает «выяснение и представление развития ботанических идей» (с. 14).

Монография разделена на три книги и 12 глав.

Первая книга (с. 1—231) посвящена систематике и морфологии растений. Читатель сразу замечает прекрасный язык, живое изложение материала, темпераментность автора, четкость, а порою резкость оценок. Становится ясной его идейная установка. История ботаники рассматривается как борьба двух направлений: схоластического (впоследствии натурфилософского), опирающегося на представления, возникшие вне науки и навязываемые ей, и противостоящего ему и побеждающего направления, основанного на исследовании реальных явлений, на индуктивном методе.

Сакс не касается специально ботаники античности и средневековья, но из его высказываний видно, насколько низко он оценивал их. Так, говоря о ботаниках XVI в., он пишет: «В течение нескольких десятилетий возникла новая наука, в то время как философская ботаника Аристотеля и Теофраста не привела ни к каким результатам, достойным упоминания» (с. 18). Он считает, что даже такому одаренному человеку, каким был Чезальпино, «аристотелевская мудрость» принесла только несчастье, а ботанические сочинения Альберта Великого Сакс называет «многословными и бессодержательными» (с. 5). Эта презрительная оценка виднейшего представителя средневековой ботаники была дана намного после выхода в свет посвященного ему апологетического исследования Э. Мейера (Meyer, 1836—1837) и его «Истории ботаники».

Широкими мазками Сакс рисует развитие систематики в XVI в. — от Брунфельса до Баугина, отмечая значительное увеличение числа известных видов, первые попытки определить термины и упорядочить диагнозы и, наконец, первый свод названий таксонов Баугина.

Сакс рассматривает развитие искусственных систем и морфологической терминологии от Чезальпино до Линнея. Для Чезальпино было характерно «удивительное сочетание индуктивного изучения природы с аристотелевской философией» (с. 41). Он представляет разительный контраст «немецким отцам ботаники» (этот широко распространенный термин, справедливо критикуемый некоторыми историками, в особенности Э. Грином (Greene, 1909), Сакс заимствовал у Шпренгеля) с их «наивной эмпирией». Влияние Чезальпино сохранялось долгие годы, и, читая «Философию ботаники» Линнея, по мнению Сакса, за его текстом отчетливо видишь итальянского мыслителя.

Между Чезальпино и Линнеем наибольшую роль сыграли несколько исследователей, которым Сакс уделяет основное внимание, отсылая за сведениями о других ученых к трудам Линнея и Адансова, содержащим историческую и библиографическую информацию. На первом месте стоит И. Юнг, многое заимствовавший у Чезальпино, но освободившийся от пут аристотелевской философии. Далее идут Р. Морисон, Д. Рей, А. Ривинус и, наконец, Турнефор, знавший много растений, но, по мнению Сакса, слабый в теоретическом отношении.

Оценивая роль Линнея, Сакс считает, что он не начал нового периода в истории науки, а завершил старый, искусно подведя итоги сделанному ранее. «Именно этот синтез < . . . > был не только характерным для Линнея, но в то же время его большой заслугой» (с. 87). Линней очень объективно относился к предшественникам, и порой значение их работ можно оценить только при чтении его трудов. Но сам он по существу ничего не открыл ни в одном разделе ботаники.

Линней был схоластиком, а не «естествоиспытателем в современном смысле этого слова» (с. 91), а его «Философия ботаники» относится к литературе Средневековья, хотя написана в середине XVIII в., после образцовых исследований М. Мальпиги, Н. Грю, Р. Камерариуса, С. Гельза. В понимании природы растений он сделал шаг назад. Рей, Ривинус, частично также Турнефор и Морисон были свободнее его от схоластики. Но «свою странную логику, которая даже в области схоластики должна быть причислена к числу самых плохих» (с. 96), Линней соединил с блестящей наблюдательностью, позволявшей четко и лаконично характеризовать таксоны, и с природным даром классификатора. У Линнея «вся логика превратилась в способность классифицировать, координировать, субординировать» (с. 96).

Заслугами Линнея были строгое проведение бинарной номенклатуры в сочетании с тщательной характеристикой родов и видов и создание фрагментов естественной системы. Он первый понял принципиальное различие между искусственной и естественной системами и то, что последняя является основной задачей систематики. Но влияние Линнея на «слабые умы» было опасным, и после него немецкие, английские и шведские ученые превратили свою науку в «приятное и бездарное времяпровождение» (с. 117). Во Франции же, где «половой системе» Линнея придавали мало значения, усилия ботаников были в значительной степени направлены на разработку естественной системы.

Тщательно разбирает Сакс значение трудов О. Декандоля (учение о метаморфозе и о симметрии у растений), Р. Броуна (история развития растений) и Й. Гертнера (карпология). Останавливается он лишь на некоторых системах, созданных после Линнея, и подчеркивает, что понятие «родства» приобрело реальное содержание только в свете эволюционного учения. Об эволюционных идеях до Дарвина он не говорит. Ламарк упомянут лишь в той связи, что Декандоль участвовал в третьем издании его «Флоры Франции», а фамилии Ламарка нет в именном указателе.

Учение о метаморфозе также приобретает реальное содержание лишь в свете эволюционных представлений. Один из авторов его — В. Гёте — получает как естествоиспытатель отрицательную характеристику. Он отнесен к чистым натурфилософам, смешивающим «идеи и действительность, субъективное восприятие и объективную сущность» (с. 170). В недооценке Гёте видел Тимирязев один из серьезных недостатков «Истории» Сакса. В дальнейшем А. Браун и К. Шимпер построили учение о метаморфозе без грубых натурфилософских заблуждений, но все же на идеалистической, а не на эволюционной основе.

Попутно Сакс формулирует свое историографическое кредо: «История спрашивает не только о том, насколько верна теория, она должна оценить ее историческое значение. Для исторического анализа самое главное не то, что данная теория верна, а то, что она внесла в прогресс науки» (с. 180).

Возникновение в ботанике индуктивного направления связано с именами Г. Моля, М. Шлейдена, К. Негели и Ф. Унгера. Оно полностью противоположно направлению идеалистическому, платоновскому, аристотелевскому. «Различие между идеализмом и индуктивным методом в области естествознания сводится к тому, что первый подчиняет новые факты схеме старых понятий, а второй,

напротив, выводит из новых фактов новые понятия, первый по своей природе догматичен и нетерпим, второй же по преимуществу критичен, первый консервативен, второй стремится вперед, первый более склонен к философскому созерцанию, второй — к деятельному, продуктивному исследованию» (с. 183).

Сакс подчеркивает, что решение морфологических проблем возможно только на основе дарвинизма, объясняющего возникновение органической целесообразности уничтожением менее приспособленных и сохранением наиболее приспособленных форм.

Основоположники индуктивного метода в ботанике были сторонниками неизменяемости видов, руководствуясь, однако, не платоновскими идеями, а наблюдениями. Учение Дарвина было сразу принято ими, чему способствовали работы Гофмейстера и труды палеонтологов, в особенности Унгера. Но Сакс неожиданно отказывается от полного принятия дарвинизма, утверждая, что Негели в 1865 г. показал недостаточность естественного отбора для объяснения эволюционного процесса, что он разъяснил, почему «систематическое морфологическое родство видов в столь высокой степени независимо от их морфологического приспособления к среде» (с. 200). Резкое разграничение организационных и приспособительных признаков, защищаемое Негели, поддерживает Сакс.

Четко определяется значение трудов Шлейдена. Почти все его собственные исследования и теории, считает Сакс, были ошибочны, а вклад в развитие ботаники обусловлен не конкретными исследованиями, а требованиями, которые он предъявлял к науке, и убийственной критикой формально-систематического направления.

В первой половине XIX в. началось подлинное изучение мира тайнобрачных. «Благодаря изучению низших и высших тайнобрачных морфология и систематика были освобождены от многочисленных старых предубеждений, кругозор стал шире, методы исследования надежнее, постановка вопросов четче» (с. 231).

Вторая книга «Истории» (с. 233—384) посвящена анатомии растений.

Сакс показывает, как вслед за блестящими открытиями Грю и Мальпиги (последнего Сакс оценивает особо высоко), сделанными в XVII в., когда работа с микроскопом научила биологов «искусству видеть», последовал резкий упадок анатомии. Над умами ботаников господствовал Линней, отнесший анатомов не к ботаникам, а к ботанофилам и передавший нескольким поколениям неприязнь к микроскопу. Анатомией занимались немногие, среди них выделялись К. Ф. Вольф, Ш. Мирбель и И. Гедвиг.

Возрождение анатомии в XIX в. началось с изучения готовых структур. До исследования их возникновения и развития надо было еще дойти. Резко увеличилось число ученых, интересовавшихся микроскопическим строением растений, работавших одновременно, друг друга контролировавших и критиковавших.

В конце 20-х и в 30-х годах ведущими анатомами были Ф. Мейен и Г. Моль. Первый был в большей степени писателем, чем исследователем, второй — исследователем, относительно мало писавшим. В связи с их работами Сакс ставит вопрос о взаимоотношении между анатомией и физиологией. Правильное решение было найдено Молем. «Ему было одинаково чуждо как полное отделение фитотомии от физиологии, так и беспорядочное переплетение обеих, благодаря чему его предшественники <. . .> попадали в заблуждения» (с. 316).

В трудах Моля не было ни следа натурфилософии, он стоял на твердой почве, по его инициативе в Тюбингене естественно-научный факультет был отделен от философского. Но, не любя теорию, он не создал обобщающего труда по анатомии, исчерпав себя в частных монографиях. Ряд его ошибок был исправлен в большинстве случаев им самим. Сакс пишет: «Ошибки столь одаренного индуктивного исследователя очень поучительны, поскольку они показывают, что наблюдение без какой-либо теоретической основы психологически вообще невозможно; <. . .> чувственное восприятие всегда накладывается на уже имеющиеся представления наблюдателя, на его предубеждения, с которыми невольно связываются полученные ощущения» (с. 320).

Последующее изложение ведется не по главным действующим лицам, а по проблемам. Основное значение приобрели, по мнению Сакса, не совершенство-

вание микроскопа, а развитие методики изготовления препаратов и прогресс научной иллюстрации.

Шаг за шагом Сакс прослеживает формирование клеточной теории, подчеркивая, что ее значение выходит далеко за пределы ботаники. Подробно изложена теория Шлейдена и охарактеризована борьба вокруг нее.

Специально рассматриваются учебники ботаники, о которых редко идет речь в трудах по истории науки. Вывод Сакса: «Неприятной особенностью нашей науки вообще является то, что она чрезвычайно бедна хорошими учебниками, в которых всесторонне учитывалось бы современное состояние исследований» (с. 364). Это, пожалуй, справедливо и для нашего времени.

Сакс подчеркивает значение работ и идей Негели. Он считает замечательным совпадением, а не случайностью то, что Негели опубликовал теорию мицеллярного строения протоплазмы в 1860 г., почти одновременно с «Происхождением видов» Дарвина: «Если же углубиться в существо дела, то обнаружится глубокое сходство обеих теорий, так как они преобразовали существовавшую формальную трактовку органических форм в каузальную; учение Дарвина стремится к тому, чтобы каузально объяснить формы животных и растений наследственностью и изменчивостью при уничтожающем или благоприятствующем воздействии внешних условий, а целью теории Негели является сведение роста и внутренней структуры органических тел к физическим, химическим и механическим процессам» (с. 378). Во французском издании Сакс выпустил это место, оставив следующую за ним фразу: «Будущее покажет, дадут ли разработанные Негели представлении в их дальнейшем развитии более глубокое обоснование эволюционной теории, поскольку не является невероятным, что углубленное понимание молекулярной структуры организмов смогло бы дать больше света и ясности темным понятиям наследственности и изменчивости» (с. 379).

Третья книга «Истории» (с. 385—608) отведена развитию физиологии растений с 1583 по 1860 г.

Сакс указывает, что физиологические процессы у растений не лежат «на виду», их можно обнаружить только в результате логического анализа наблюдений и экспериментов. Но для проведения опытов требуется предварительная постановка вопроса, вытекающая из какой-то гипотезы. Первой гипотезой в фитофизиологии было предположение о передвижении соков по аналогии с кровообращением у животных. Потребовалось 100 лет после Гарвея, чтобы убедиться в том, что ничего сходного с кровообращением у растений нет, но одновременно (задолго до открытия фотосинтеза) была установлена значительная роль листьев в их питании. Поиски пола у растений также были стимулированы аналогией с животными.

Сакс отмечает положительную роль телеологического подхода на первых этапах развития физиологии. Он не только соответствовал духу времени, но и был плодотворен эвристически. Именно так Конрад Шпренгель «открыл тайну цветков», обеспечивающую перекрестное оплодотворение у растений. Но такой подход оказался вредным, когда надо было каузально объяснить эту «тайну». «Было стыдно, основываясь на телеологической доктрине, вслед за Конрадом Шпренгелем верить, что каждое даже самое неприметное приспособление является хорошо продуманным делом Создателя» (с. 454), поэтому открытия Шпренгеля оставались незамеченными и непонятыми. Только Дарвин, противопоставив телеологии учение об эволюции на основе естественного отбора, дал им научное объяснение и, больше того, использовал как одно из важнейших доказательств своей теории.

Развитие физиологии стимулировал прогресс анатомии растений, позволивший искать связь функций с определенными структурами.

Сакс не считает физиологию «прикладной физикой и химией». Физиологическое исследование основывается на непосредственном наблюдении жизненных явлений, вызываемых или изменяемых в эксперименте. Лишь затем идет объяснение их физическими или химическими процессами или сведение к ним. Непосредственно из законов физики и химии нельзя вывести физиологические закономерности.

Излагая историю развития представлений о поле у растений (ей посвящено 75 страниц), Сакс отступает от правила — говорить только о науке нового вре-

мени. Сначала он рассматривает взгляды ученых от Аристотеля до Камерариуса с целью показать, насколько бесплоден натурфилософский подход, как проигрывает он в сравнении с индуктивным. Научное изучение проблемы началось Камерариусом, классический труд которого (1694 г.), по мнению Сакса, выполнен в современном стиле. Однако его роль долгое время принижалась. Сакс пишет: «Ни один раздел ботаники не обрабатывался так часто исторически, как учение о поле у растений. Но так как большинство пишущих не обращалось к источникам, заслуги подлинных основателей учения и их продолжателей многократно затушевывались в пользу других» (с. 422). Изучив литературу XVIII в., он пришел к выводу, что до Кёльрейтера никто, кроме Камерариуса, не сделал ничего существенного для развития учения о поле у растений, и повторяет, что Линней, Вайян и Буркхард ничего не внесли в его научное обоснование и что трактовка проблемы у Линнея была «схоластически искусственной» (с. 431).

Тем выше была заслуга Й. Кёльрейтера. «Удивляет не только богатство новых идей, но еще больше поразительная ясность и прозрачность последних и прочность их обоснования экспериментами и наблюдениями» (с. 440). Труды Кёльрейтера производят впечатление современных, его опыты нанесли гораздо более сильный удар по преформизму, чем наблюдения К. Ф. Вольфа.

Представляет историко-научный интерес тезис Сакса, что отрицание пола у низших растений, содержавшееся в «Карпологии» Гертнера, было полезнее для развития науки, чем фантастические предположения некоторых его приверженцев (Гляйхен считал половыми органами папоротника устьица, Кёльрейтер — индузии).

Учение о поле не было принято сразу всеми, но его противники рассуждали так же схоластически и натурфилософски, как Линней, основываясь на абстрактных представлениях о «природе растений». Их сочинения «имеют скорее патологический, чем исторический интерес» (с. 459).

Положил конец спорам К. Гертнер, который не внес новых блестящих идей и не сделал поразительных открытий, но сумел дать тщательный анализ всех материалов, относящихся к проблеме. Однако и Гертнер не смог оценить исследования Шпренгеля.

В это время центр тяжести переместился, с одной стороны, на микроскопическое изучение процессов оплодотворения у явнобрачных, исследование строения и развития мужских и женских элементов цветка, а с другой — на изучение сексуальности у тайнобрачных. Открытие пола у низших растений было одним из важнейших аргументов в пользу единства растительного и животного царств.

Первые реальные достижения в изучении питания растений были связаны с именами М. Мальпиги, разделившего органы по роли, которую они играют в питании, и считавшего основными из них листья, а также Э. Мариотта, утверждавшего, что растения не просто поглощают вещества, но перерабатывают их, поэтому из одной и той же почве произрастают растения разного состава.

Пример Мариотта показывает, как естествоиспытатель, основывающийся на новой философии и умеющий использовать известные факты, противостоит заблуждениям, покоящимся на предрассудках и на бездумности. Его характеризовала враждебность еще очень распространенным аристотелевским схоластическим представлениям. «Он объявил войну также аристотелевской душе растений» (с. 504).

Сакс высоко оценивал Х. Вольфа, отмечая его роль в распространении передовых естественно-научных представлений. Его труды расчищали дорогу свободному научному духу, но собственные исследования «обнаруживают больше добрых намерений, чем умения» (с. 511).

Если Мальпиги основывался преимущественно на аналогиях и стремился расшифровать физиологическое значение структур, а Мариотт опирался на совокупность известных тогда физических и химических фактов, то С. Гельз, автор первой специальной монографии по фитофизиологии, «заставлял в известной степени говорить сами растения» (с. 515). За 60 лет, отделявших Гельза от Мальпиги, было сделано значительно больше, чем за века, разделявшие Мальпиги и Аристотеля.

Но после Гельза ботаники бесплодно занялись проблемой передвижения веществ, оставляя другие вопросы без внимания. Кроме того, развитие физиологии тормозилось состоянием химии: 1730—1780 гг. оцениваются Саксом очень отрицательно. Самую низкую оценку получает Ш. Бонне с его «многочисленными бессмысленными экспериментами» (с. 529), давшими гораздо меньше, чем простые размышления Мальпиги и его «заключения по аналогии».

«Чем дальше отходим от эпохи основателей фитофизиологии, тем объемистей становятся книги, но тем тоньше делается нить, связывающая вместе отдельные опыты, пока она наконец не разрывается совсем» (с. 530), — заключает Сакс.

Излагая историю открытия фотосинтеза в 1779—1804 гг. (этого термина еще не было, и Сакс говорит о «новом учении о питании растений»), Сакс основными фигурами считает Я. Ингенгауза и Н. Т. Соссюра. Тимирязев во многих публикациях обвинял Сакса в недооценке Сенебье, в необъективном к нему отношении. Приведем слова Сакса, характеризующие его темпераментность и резвость оценок, в чем он не уступает своему постоянному оппоненту. «Не только утомительное многословие, которое препятствовало признанию и влиянию сочинения Сенебье, гораздо большее действие оказало появление труда Соссюра, который своим блестящим превосходством, огромным богатством содержания, сжатым языком и прозрачностью хода мыслей оставил в тени водянистые стилистические упражнения Сенебье» (с. 537). Основное, что внес Соссюр, это количественный анализ явлений. «Если время от Гельза до Ингенгауза было в высшей степени бесплодным, то таким же оказались и следующие 30 лет после выхода основополагающего труда Соссюра» (с. 534).

Регресс физиологии растений, особенно в Германии, был связан с господством натурфилософии и представления о жизненной силе, бывшего даже не гипотезой, а «призраком, делавшим излишним какое-либо размышление» (с. 545). Только учение о дыхании развивалось более или менее адекватно современному состоянию науки.

Сакс выделяет А. Дютроше, который теорией о роли осмоса в жизнедеятельности растений нанес ощутимый удар по витализму. Никто из тогдашних авторов учебников физиологии (Ф. Мейен, О. Декандоль) не достигал остроты и глубины Дютроше. Но в учебнике Декандоля физиология растений представлена как особая наука, там дана цельная картина жизненных явлений в той форме, в какой они понимались тогда. Это лучший источник сведений о развитии физиологии после 1758 г. (когда вышла «Физика деревьев» А. Дюгамеля) и до 1832 г.

Учебник Л. Тревирануса устарел уже в год выпуска — в 1835 г., в нем «в известной степени достигли своей кульминации все предрассудки и заблуждения, которые породили первые три десятилетия нашего века на основе учения о жизненной силе» (с. 562).

Мейен, напротив, везде искал механические, физические и химические причины жизненных явлений, но он не мог привести в порядок собственные мысли, торопился и часто сам себе противоречил. Тревирануса, Мейена и многих других объединяло полное непонимание значения разложения углекислоты в листьях.

Завершает раздел о питании растений изложение работ Либиха и Буссенго, борьбы Либиха против гумусной теории, полемики с Молем и Шлейденом, способствовавшей окончательному выделению фитофизиологии в самостоятельную дисциплину.

В заключение рассмотрена история учения о росте и движении растений. Здесь особенно проявилось влияние натурфилософии и учения о жизненной силе. Переломными стали исследования Т. Найта, хотя его объяснения оказались ошибочными, но они были «в духе подлинного естествознания» (с. 593), и работа Г. Моля, «строго индуктивная до того пункта, когда должно было начаться дедуктивное исследование» (с. 595). Ее Сакс считает лучшим из того, что было написано о движениях растений до Дарвина.

Сакс резко критикует учение о сумме температур, этот «логический монстр», который к его удивлению до 60-х годов продолжал вредить науке. Здесь он первый и последний раз говорит о географии растений, упоминая двухтомный труд А. Декандоля, критиковавшего это учение.

Подведем итоги.

«История» Сакса резко выделяется на фоне обобщающих работ по истории науки, существовавших ранее.

Она написана одним из крупнейших ботаников XIX в., творчески трудившимся во многих областях ботанической науки и оказавшим серьезное влияние на их развитие. Он не только описывал историю науки, но был ее активным творцом.

Это первый обобщающий труд в ботанической историографии, написанный эволюционистом. До 1859 г. ни в одном из аналогичных трудов эволюционная теория не упоминалась вообще, а книга Ессена (Jessen, 1864) написана человеком, враждебным учению об эволюции и безоговорочно отвергавшим дарвинизм. Сакс выступал как сторонник эволюционного учения в дарвиновском варианте, хотя и с некоторыми оговорками. Уже намечался его отход от дарвинизма, если сравнить «Историю» с четвертым изданием «Учебника ботаники» (Sachs, 1874), но приспособленность растений к условиям жизни он полностью объяснял действием естественного отбора.

О своем полном отказе от дарвинизма Сакс заявил в предисловиях к переводам «Истории», но в текст не внес почти никаких изменений. Его заметки последних лет жизни по вопросам эволюции, в которых он выступает уже как последовательный антидарвинист, были опубликованы Прингсгеймом, написавшим в комментариях к публикации: «Он возненавидел то, что раньше любил, и договорился до таких заявлений, будто Дарвин ни на что не был способен, так как не умел микроскопировать, не умел экспериментировать и не знал немецкого языка» (Pringsheim, 1932: 167).

Сакс — первый историк ботаники, выступающий с позиций естественнонаучного материализма, враг витализма, схоластики и платонизма. Он критикует учение о жизненной силе и показывает ее отрицательное влияние на развитие науки, не становясь на редукционистские позиции, отстаивая самостоятельность биологии, несводимость ее к физике и химии.

Оценки отдельных ученых, научных школ и целых периодов в развитии ботаники, даваемые Саксом, определяются прежде всего его мировоззрением в годы написания книги, но большую роль играли и особенности его характера. Он был человеком яркой индивидуальности, очень темпераментным, весьма определенным и порою резким в своих суждениях, и поэтому вряд ли какая-либо другая работа по истории ботаники (кроме, может быть, исторических статей Тимирязева) носит столь субъективный характер. М. Бопп, один из последних биографов Сакса, писал: «Подобно многим другим выдающимся ученым, Сакс часто бывал властным и несправедливым. В научных спорах и во многих письмах он временами принимал грубый и непримиримый тон, который, чтобы быть объективным, не был необычным в ученых диспутах XIX в.» (Bopp, 1975).

Нетерпимость и самоуверенность у Сакса укреплялись с возрастом, о чем пишет Прингсгейм: «Обнаруживается большое различие между его молодыми годами, когда он с уважением относился к деятелям прошлого, и более поздними, когда он хотел преобразовать всю физиологию в соответствии со своими идеями» (цит. соч.: 253). Сам же Сакс считал, что «отношение ученого к своей науке в целом находит несомненно самое простое и самое точное выражение в его суждениях о заслугах современников и предшественников» (с. 310).

За счет субъективности Сакса надо отнести полное игнорирование им всего сделанного до XVI в. Наиболее резко Сакса критиковал за это Э. Грин (Greene, 1909). Основываясь на тщательном изучении трудов Теофраста, он оценил последнего значительно выше ботаников XVI в. и оставил звание «отца ботаники» за ним.

Субъективность Сакса проявляется и в отношении к ряду разделов ботаники. Так, он ничего не говорит о флористических исследованиях, сыгравших важную роль не только в формировании систематики, но и в общем прогрессе ботаники. Полностью игнорируется география растений, имевшая уже солидные достижения. Несоразмерно много места занимает проблема пола.

Этим же объясняется, по-видимому, и крайняя скудость биографических и библиографических сведений. В именном указателе имеется всего 288 фамилий, причем только 74 ученым посвящены краткие справки в примечаниях. Историю ботаники он хочет преобразовать по-своему, как фитофизиологию, и

у него не возникает потребности оснастить книгу мощным справочным аппаратом. Он не пишет справочник по истории науки, а намечает основные линии ее развития, как они ему представляются.

По той же причине Сакс не обращается к своим предшественникам, авторам прежних работ по истории ботаники. Единственная ссылка более общего характера содержится в самом начале книги: «Объяснение, каким образом первые начатки современной ботаники связаны с общими культурно-историческими процессами XV и XVI веков, дают Курт Шпренгель в „Истории ботаники" (т. 1, 1817) и Эрнст Мейер в „Истории ботаники" (т. 4, 1857), особенно интересна также биография Валериуса Кордуса, написанная Тило Ирмишем (1862)» (с. 14).

Несколько слов о переводах книги Сакса. В предисловии к французскому изданию Сакс подчеркивает, что «Истинная наука, особенно та, объектом которой служит изучение природы, должна быть интернациональной, и автор истории естественных наук должен абстрагироваться от границ. Великие явления природы повсеместны, более того, всем странам свойственно рождать людей, в творческих умах которых возникают оригинальные мысли или работы которых приводят к важным открытиям ⟨. . .⟩ Читатели этого французского издания смогут, надеюсь, убедиться, что я остался верен этому принциину ⟨. . .⟩ Обращаясь к трудам наших предшественников, я адресовался в равной степени к немецким, французским, английским и итальянским авторам, считаясь только с ценностью их работ» (с. XII).

Однако наши соотечествеиники в книге не представлены, за исключением нескольких иностранцев, работавших в России (Гертнер, Кёльрейтер, Вольф).

Сакс отмечает, что за 16 лет после выхода немецкого оригинала в науке сделано много нового, а взгляды ученого по некоторым вопросам могли измениться. Однако переработать текст автор не смог. Он ограничился незначительными дополиеиинми и исправлениими в некоторых местах, кое-где вычеркнул несколько строк, а иногда страниц.

Сакс обращает внимание на модификацию своего отношения к теории Дарвина. «Сейчас я не могу придавать ей такого значения, какое, по примеру других натуралистов, приписывал ранее. Я сожалею, что отвел дарвинизму в своей „Истории" то место, которое он там занимает. Я прошу принять эту ремарку к сведению» (с. XIII). Практически в этом отношении текст оставался почти идентичным. Иначе обстоит дело с Негели. «Я также переоценил теоретически взгляд Негели, однако мне удалось внести некоторые исправления» (с. XIII).

Задачу довести труд Сакса до конца XIX в. взял на себя английский физиолог Дж. Грин, выпустивший в 1909 г. книгу, так и озаглавленную — «История ботаники 1860—1900, являющаяся продолжением „Истории ботаники Сакса, 1530—1860"» (Green, 1909). Она разделена на те же три части, но по содержанию разительно отличается от предшественницы. Грин стремится к максимально объективному изложению научных дискуссий и почти всегда уклоняется от окончательных оценок. Лейтмотив у него один — будущее покажет! В отличие от Сакса Грин снабдил свою книгу указателем цитируемой литературы, насчитывающим около 1250 названий.

Прингсгейм так охарактеризовал «Историю» Сакса: «Мы могли бы назвать ее в целом великолепной критикой развития нашей науки» (с. 252). Такой отзыв верен лишь отчасти. Монографии Сакса действительио представляет собой критическое исследование развития ботаники, но далеко не полное и не однозначное.

Во-первых, Сакс отбросил длительный период первоначального накопления ботанических знаний, ограничившись «ботаникой нового времени». Периодизация истории науки не должна механически копировать периодизацию истории человеческого общества вообще. У нее собственные переломные пункты, собственные этапы. Для ботаники, как и для всей биологии, новое время началось в первой половине XVI в., а новейшее — в 60-х годах XIX в. под влиянием дарвинизма. Сакс, один из самых крупных ботаников второй половины XIX в., как бы стоял на рубеже этих двух эпох. Он подвел черту под ботаникой нового времени, рассматривая ее как полное отрицание всего сделан-

ного до нее, и был одним из тех, кто закладывал основы ботаники новейшего времени.

Во-вторых, даже тот период, которому посвящена книга, исследован Саксом выборочно, и ряд разделов ботаники остался за ее пределами.

В-третьих, критика Сакса, всегда очень резкая и определенная, не всегда была справедливой.

Но, даже учитывая все сказанное выше, а также неотвратимое старение и отмирание научных концепций автора, его подхода к историческим явлениям и их оценок, книга Сакса остается одним из этапных трудов в ботанической историографии, ее классикой. К ней мы должны применить критерий, выдвинутый самим Саксом и процитированный выше, — судить не по тому, насколько она верна, а по тому, что дала для прогресса науки.

ЛИТЕРАТУРА

Базилевская Н. А., Белоконь И. П., Щербакова А. А. Краткая история ботаники. М.: Наука, 1968. 310 с. — *Тимирязев К. А.* Юлиус Сакс. — Соч. М.: Сельхозгиз, 1939, т. 8, с. 170—177. — *Bischof G.* Lehrbuch der Botanik. Stuttgart: Schweizerbart, 1839, Bd 2, Th. 2, S. 417—830. — *Bopp M.* Sachs Julius. — In: Dictionary of scientific biography. New York: Scribner, 1975, vol. 12, p. 58—60. — *Green J. R.* A history of botany 1860—1900: beeing a continuation of Sachs «History of botany», 1530—1860. Oxford: Clarendon, 1909. 543 p. — *Greene E. R.* Landmarks of botanical history. Washington: Smithsonian Inst., 1909, pt 1, 302 p. — *Haller A.* Bibliotheca botanica. Tiguri: Gessner, Fuessli, 1771, vol. 1, 654p.; 1772, vol. 2, 785 p. — *Jessen K. F. W.* Botanik der Gegenwart und Vorzeit in cultur—historischen Entwickelung. Leipzig: Brockhaus, 1864. 495 S. — *Mägdefrau K.* Geschichte der Botanik. Stuttgart: Fischer, 1973. 314 S. — *Meyer E.* Albertus Magnus. — Linnaea, 1836, Bd 10, S. 641—741; 1837, Bd 11, S. 545—556. — *Meyer E.* Geschichte der Botanik. Königsberg: Borntraeger, 1854, Bd 1. 406 S.; 1855, Bd 2. 431 S.; 1856, Bd 3. 554 S.; 1857, Bd 4. 451 S. — *Möbius M.* Geschichte der Botanik. Jena: Fischer, 1937, 458 S. — *Pringsheim E. G.* Julius Sachs, der Begründer der neueren Pflanzenphysiologie, 1832—1897. Jena: Fischer, 1932. 302 S. — *Reed H. S.* A short history of the plant sciences. Waltham, Mass.: Chronica Botanica, 1942. 324 p. — *Sachs J.* Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig: Engelmann, 1866. 514 S. — *Sachs J.* Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaften. 4. umgearb. Aufl. Leipzig: Engelmann, 1874. 928 S. — *Sachs J.* Geschichte der Botanik vom 16. Jahrünndert bis 1860. München: Oldenburg, 1875. 612 S. — *Sachs J.* History of botany (1530—1860). Oxford: Clarendon, 1890. 568 p. — *Sachs J.* Histoire de la botanique du XVI[e] siecle à 1860. Paris: Reinwald, 1892. 584 p. — *Schultes J. A. G.* Grundriss einer Geschichte und Literatur der Botanik. Wien: Schaumburg, 1817. 411 S. — *Sprengel K.* Historia rei herbariae. Leipzig: Brockhaus, 1807, vol. 1, 532 p.; 1808, vol. 2, 574 p. — *Sprengel K.* Geschichte der Botanik. Leipzig: Brockhaus, 1817, Bd 1. 424 S.; 1818, Bd 2. 395 S.

Ленинградский отдел Института истории естествознания и техники АН СССР.

Получено 20 X 1983.

SUMMARY

Julius Sachs (1832—1897), one of the greatest botanists of the 19th century has left a deep trace not only in physiology and morphology of plants, but also in the historiography of botany. In his book «Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860» (1875) translated into French and English, the history of plant science for the first time was considered from the viewpoint of natural-scientific materialism and the evolutionary theory. It was considered, by Sachs' terminology, as a struggle of the inductive trend with the idealistic, Platonian one. Despite some drawbacks of the book (full negation of all that had been done before the 16th century; ignorance of several parts of botany, in particular, of floristics; subjectivity of some appreciations), it has preserved its value up to the present time, and is a classic of botanical historiography.

СООБЩЕНИЯ

УДК 551.432—581.526.42—571.1

Ф. З. Глебов, Л. М. Ускова

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЛЕСА И БОЛОТА В ТАЕЖНОЙ ЗОНЕ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

F. Z. GLEBOV, L. M. USKOVA. SPATIAL RELATIONSHIPS OF FOREST AND MIRE IN THE TAIGA ZONE OF THE WEST-SIBERIA PLAIN

На основе карты «Растительность Западно-Сибирской равнины» (1976) и данных о площадях, типах и мощности торфяной залежи разработана классификация растительности по степени выраженности лесообразовательного и болотообразовательного процессов. Определены площади, долевое участие и закономерности размещения синтаксонов в среднетаежной, южно-таежной и подтаежной подзонах.

Пространственные взаимоотношения лесов и болот — ведущих компонентов растительного покрова в таежной зоне Западно-Сибирской равнины — в значительной степени определяют общую природную обстановку и существенно влияют на хозяйственную деятельность в регионе.

Изучение этих взаимоотношений затруднено тем, что в различных производственных организациях, занимающихся в той или иной мере учетом площадей болот, при отделении их от других категорий земель используют критерии, основанные на разных признаках болот в соответствии со спецификой организации. Так, при лесоустройстве («Инструкция. . .», 1964) разграничительный признак леса на болоте от собственно болота — это полнота древостоя. При торфоизысканиях (Тюремнов, 1976) и почвенной инвентаризации («Указания. . .», 1967) болота, торфяные месторождения и болотные почвы выделяются по разным критериям. К этому следует добавить, что классификации торфоболотных образований также различны в зависимости от их целевого назначения. Все это создает трудности при попытке объединения материалов различных ведомств, занимающихся инвентаризацией обильно увлажненных земель, для выяснения взаимоотношений леса и болота.

В этом плане значительный интерес представляет карта «Растительность Западно-Сибирской равнины» (1976), М. 1 : 1 500 000. Строго говоря, в болотоведении болота считаются не типом растительности, а ландшафтной категорией (Боч, Мазинг, 1979). Тем не менее эту карту, как будет показано дальше, удалось использовать для выявления закономерностей пространственных взаимоотношений леса и болота в подзонах тайги, в которых отсутствует вечная мерзлота — среднетаежной, южно-таежной и подтаежной, в пределах Западно-Сибирской равнины. Результаты работы с картой показаны в табл. 1.

Номера легенды карты сгруппированы в специальной классификации, отражающей степень гидроморфности растительного покрова. Для ее построения были использованы все номера, за исключением характеризующих серийную растительность, которую включить в классификацию не удалось, и подсчитаны площади соответствующих синтаксонов. Разумеется, поскольку о фитоценотическом содержании единиц легенды карты мы судили только по их названиям — описаний этих единиц в литературе мы не нашли, правомерность объединения единиц легенды в отдельных случаях дискуссионна. Все номера, в том числе относящиеся к комплексной растительности, отнесены целиком к какому-нибудь одному синтаксону. Исключением является лишь номер 120, у которого,

ТАБЛИЦА 1

Классификация растительного покрова центральной и южной частей таежной зоны по степени гидроморфности на основе карты «Растительность Западно-Сибирской равнины» (1976)

Номера легенды по карте	Единицы классификации	Площадь	
		100 км²	процент
1	2	3	4
	1. Подзона средней тайги	4918	100
	1.1. Автоморфная растительность	1828	37
	1.1.1. Лесная растительность	1828	37
72—77	1.1.1.1. Елово-кедровые и производные леса	1043	21
80	1.1.1.2. Сосновые леса	785	16
	1.1.2. Безлесная площадь (сельхозземли)	—	—
	1.2. Гидроморфная растительность	3090	63
	1.2.1. Заболоченные леса	345	7
78, 81	1.2.1.1. Олиготрофные сосняки кустарничково-зеленомошно-сфагновые	345	7
	1.2.2. Первичные болотные леса	894	18
79	1.2.2.1. Мезотрофные елово-кедровые кустарничково-сфагновые леса	492	10
82	1.2.2.2. Олиготрофные сосняки кустарничково-сфагновые	401	8
	1.2.3. Древесные болота	773	16
84	1.2.3.1. Олиготрофные сосново-кустарничково-сфагновые болота	773	16
	1.2.4. Открытые болота	1079	22
83	1.2.4.1. Олиготрофные крупнокустарничково-сфагновые озерково-грядово-мочажинные болота	1079	22
	2. Подзона южной тайги	3732	100
	2.1. Автоморфная растительность	1944	52
	2.1.1. Лесная растительность	1891	50
88—91, 93—99, 102	2.1.1.1. Елово-кедровые, пихтовые и производные леса	1682	45
80, 103, 104	2.1.1.2. Сосновые и производные леса	209	6
100, 105	2.1.2. Безлесная площадь (сельхозземли)	53	1
	2.2. Гидроморфная растительность	1788	48
	2.2.1. Заболоченные леса	137	4
101	2.2.1.1. Евтрофные пихтово-елово-кедровые хвощево-зеленомошные и травяно-сфагновые леса	53	1
81	2.2.1.2. Олиготрофные сосняки кустарничково-зеленомошные сфагновые	84	2
	2.2.2. Первичные и вторичные болотные леса	270	7
106	2.2.2.1. Евтрофные елово-кедрово-березовые осоково-сфагновые леса	120	3
82	2.2.2.2. Олиготрофные сосняки кустарничково-сфагновые	150	4
	2.2.3. Древесные болота	798	21
84	2.2.3.1. Олиготрофные сосново-кустарничково-сфагновые болота	798	21
	2.2.4. Открытые болота	583	16
83	2.2.4.1. Олиготрофные крупнокустарничково-сфагновые озерково-грядово-мочажинные болота	564	15
107	2.2.4.2. Мезотрофные крупнокустарничково-гипново-сфагновые озерково-грядово-мочажинные болота	19	—
	3. Подзона подтайги	1374	100
	3.1. Автоморфная растительность	1075	78
	3.1.1. Лесная автоморфная растительность	634	46
111, 112	3.1.1.1. Березовые и осиновые леса	377	27
115, 116	3.1.1.2. Сосновые и производные леса	257	19
113	3.1.2. Безлесная площадь (сельхозземли)	441	32
	3.2. Гидроморфная растительность	299	22
	3.2.1. Заболоченные леса	—	—
	3.2.2. Первичные и вторичные болотные леса	52	4

Номера легенды по карте	Единицы классификации	Площадь	
		100 км²	процент
1	2	3	4
114	3.2.2.1. Евтрофные березняки осоково-вейниковые	52	4
	3.2.3. Древесные болота	88	6
120	3.2.3.1. Олиготрофные и мезотрофные сосново-кустарничково-сфагновые болота (рямы) среди евтрофных болот	15	1
117	3.2.3.2. Евтрофные березовые, сосново-березовые осоково-сфагновые и вейниково-осоковые болота	73	5
	3.2.4. Открытые болота	159	12
118, 119	3.2.4.1. Евтрофные ерниково-осоково-сфагново-гипновые гомогенные и грядово-мочажинные болота	111	8
120	3.2.4.2. Евтрофные тростниково-осоковые болота	48	3

согласно С. Н. Тюремнову (1976), 30% площади отнесено к номеру классификации 3.2.3.1, а 70% — к номеру 3.3.4.2.

В классификации для каждой подзоны имеются две крупные группы: растительность автоморфная и гидроморфная. Первая группа, исходя из целей исследования, дифференцирована лишь в самых общих чертах, но при этом дополняет имеющиеся сведения о карте (Богоявленский, Ильина, 1970; Ильина, 1974, 1981, 1982; Ильина, Махно, 1976; Ильина и др., 1977) данными о конкретных площадях выделов, составляющих группу, и об их долевом участии в общей площади подзон. Вторая группа, которую в дальнейшем будем называть гидроморфным комплексом, дифференцирована более дробно и подразделена на следующие основные единицы.

Заболоченный лес. Для него характерна самая низкая обводненность почвы в гидроморфном ряду, торфянистый слой незначительной мощности (20—30, максимум — до 40 см), корни деревьев в минеральном грунте; в напочвенном растительном покрове мезофильные и гигрофильные виды, древостой IV—V класса бонитета.

Болотный лес первичный (понятия болотного леса первичного и вторичного, о котором речь пойдет дальше, введены Н. И. Пьявченко, 1963). Синонимы — лесное болото, лес по болоту, облесенное болото. Характеризуется более высокой степенью обводненности почвы, чем заболоченный лес; мощность торфянистого и торфяного слоев такова, что корни деревьев находятся в торфе, толщина последнего от 40 см и больше; в напочвенном покрове — гигрофильные растения, класс бонитета древостоя — V, Va.

Болотный лес вторичный. Возникает на древесном или открытом болотах в результате их естественного развития и дренажа. В зависимости от интенсивности дренажа облик напочвенного покрова весьма различен и колеблется в широком диапазоне, слагаясь в наименее обводненном варианте из мезофитов, как в автоморфном лесу, в наиболее обводненном — из гигрофитов, как в первичном болотном. Соответственно класс бонитета древостоя колеблется от IV до Va.

Древесное болото. Находится на следующей за первичным болотным лесом ступени обводненности почвы. В напочвенном покрове — гигрофиты. Древостой может быть довольно густым (полнота 0.3 и выше), но во всех случаях ниже Va класса бонитета, т. е. находится за нижним пределом бонитировочной шкалы.

Открытое болото. Наиболее высокая степень обводненности. Древостой выражен очень слабо.

Таким образом, порядок изложения характеристик этих единиц классификации отражает экологический ряд ослабления роли древостоя и усиления обводненности почвы. Внутри этих подразделений по характеру трофности и растительного покрова выделены единицы более низкого ранга.

ТАБЛИЦА 2

Участие компонентов гидроморфного комплекса в заболоченности в разных подзонах (%)

Подзона	Заболоченность лесов			Заболоченность всей территории				
	заболоченный лес	болотный лес	всего	заболоченный лес	болотный лес	древесное болото	открытое болото	всего
Средняя тайга	11/28	29/72	40/100	7/10	18/29	16/25	22/36	63/100
Южная тайга	6/34	12/66	18/100	4/7	7/15	21/45	16/33	48/100
Подтайга	Нет	8/100	8/100	Нет	4/17	6/29	12/54	22/100

Примечание: Числитель — по отношению ко всей площади, включая незаболоченную, знаменатель — внутри заболоченной площади.

Столбец 4 табл. 1 и табл. характеризуют долю приведенных единиц в общей площади подзон и внутри гидроморфного комплекса. Эти данные не только подтверждают известное положение о том, что заболоченность лесов и общая заболоченность территории с севера на юг уменьшаются, а трофность компонентов гидроморфного комплекса повышается, но и содержат новые сведения. (Дальнейшее изложение материала приводится главным образом на основе анализа табл. 2. При использовании табл. 1 делается ссылка.)

Обращает на себя внимание меньшая заболоченность лесов в средней тайге, чем это принято считать (часто пишут чуть ли не о сплошной заболоченности лесов подзоны). Однако здесь в гидроморфном комплексе самая большая по сравнению с другими подзонами доля болотных лесов (29%), причем они первичные, что говорит о достаточно далеко зашедших процессах заболачивания автоморфных лесов.

В гидроморфном комплексе южной тайги резко увеличивается доля древесных болот (45%) за счет снижения доли других компонентов этого комплекса, а доля болотных лесов невелика (15%). Однако если обратиться к заболоченности только лесов, то видно, что на болотные леса приходится в относительном исчислении почти столько же, сколько в средней тайге (66% против 72).

Отвлекаясь от таблиц, необходимо подчеркнуть, что, как показывают полевые исследования (Платонов, 1963; Пьявченко, 1965; Глебов, Александрова, 1973) южно-таежные болотные леса в отличие от среднетаежных на значительных площадях являются вторичными. Об этом свидетельствуют топяные торфа, лежащие под древесными торфами, отложенными современными лесными фитоценозами, что говорит об идущих процессах облесения болот. Видимо, такой генезис у евтрофных лесов существует на многих участках, обозначенных в классификации под номером 2.2.2.1.; на растительность, обозначенную этим номером, приходится почти половина (47%) площади болотных лесов (табл. 1). Подобных лесов в средней тайге нет. Присутствие в южной тайге больших площадей древесных болот, первичных и особенно вторичных болотных лесов указывает на то, что в этой подзоне совмещены два процесса: во-первых, болотообразовательный, проявляющийся, как и в средней тайге, в увеличении площадей болот за счет сокращения площадей лесов и, во-вторых, лесообразовательный, характеризующийся облесением болот. Такой вывод совпадает с мнением Ю. А. Львова (1976), считающего, что в Томской обл. есть три широтных полосы: 1) северная, где прогрессирует заболачивание суходолов; 2) промежуточная, где процессы заболачивания суходолов и высыхание торфяных массивов уравновешены; 3) южная, где большинство болот усыхает и покрывается лесами.

В подтаежной подзоне, как и в среднетаежной, но еще сильнее, в абсолютном (12%) и относительном (54%) значениях проявляется господство открытых болот; это, видимо, вызвано тем, что их облесенности препятствует засоленность почвы. Заболоченных лесов нет, но доля болотных в гидроморфном комплексе довольно высока (17%). Они также в значительной степени, по-видимому, вторичны, что относится к выделу 3.2.2.1 (табл. 1). Это свидетельствует о том, что, несмотря на засоленность, в настоящее время все же происходит облесение бо-

лот, но меньше, чем в южной тайге. На это также указывают исследования И. В. Тарана (1964), который, проанализировав данные лесоустройства с 1898 г., установил для ряда мест Новосибирской обл. сокращение площадей болот за счет увеличения лесов.

Табл. 3 составлена по данным учета торфяного фонда в пределах Омской, Тюменской, Новосибирской и Томской областей. Из нее, как и из табл. 1 и 2, видно, что к югу повышается трофность растительного покрова болот; естественно, это сопровождается повышением доли низинной (евтрофной) торфяной залежи под интразональными растительными группировками, что в общем известно. Однако более подробный анализ материалов таблицы, относящихся к характеристике торфяной залежи внутри подзон, показывает, что в средней тайге, и особенно в южной, с повышением трофности залежи уменьшается ее мощность, и на древесных болотах эта мощность меньше, чем на открытых. В южной тайге, где в отличие от средней широко развита низинная торфяная залежь, на древесных болотах она преобладает, тогда как на открытых преобладает верховая залежь. Все это говорит о том, что повышение трофности и присутствие древостоя снижают скорость торфонакопления.

Если сравнивать подзоны между собой, то оказывается, что самая большая мощность торфяной залежи в южной тайге, где наиболее интенсивны процессы естественного облесения болот. Это свидетельствует, по всей видимости, о том, что такая мощность — результат природных условий прошедших времен, благоприятствовавших торфонакоплению.

Подводя итог, заметим, что ранее, опираясь на стационарные исследования биологической продуктивности и круговорота веществ в болотных лесах, мы пришли к следующему выводу: гигрофильная группа фитоценоза в болотных лесах стимулирует и обеспечивает развитие болотообразовательного процесса, а понижение трофности почвы усиливает его, тогда как древесная группа — древостой — и повышение трофности, напротив, активизируют противоположный, лесообразовательный процесс, замедляющий торфонакопление (Глебов, Толейко, 1975). Этот вывод позволил предположительно объяснить причину непродолжительности стадии заболоченного леса в олиготрофных условиях севера, что ранее было отмечено одним из авторов (Глебов, 1970) и затем С. М. Горожанкиной и В. Д. Константиновым (1976). Такие леса, почти не успев накопить древесный торф, быстро сменяются фитоценозами открытых болот. В евтрофных условиях на юге таежной зоны заболоченные и сменяющие их первичные болотные леса, наоборот, накапливая значительные толщи древесного торфа, долго не уступают своего места топяным фитоценозам. Настоящая статья развивает эти положения на цифровых данных, характеризующих огромную территорию.

Таким образом, на основе карты «Растительность Западно-Сибирской равнины» (1976) разработана классификация растительного покрова по степени выраженности лесообразовательного и болотообразовательного процессов и определены площади и долевое участие единиц классификации в среднетаежной, южно-таежной и подтаежной подзонах. Приведены данные о площадях и мощности торфяной залежи различных типов в основных растительных группировках.

Установлено, что по мере перехода от средней тайги к южной с повышением трофности местообитаний в общей заболоченности резко увеличивается доля древесных болот, значительную роль начинают играть вторичные болотные леса, возникшие на месте древесных и открытых болот. В средней тайге низинной (евтрофной) торфяной залежи практически нет, в южной тайге на древесных болотах она преобладает, на открытых болотах этой подзоны абсолютно преобладает верховая залежь. Мощность низинной залежи меньше, чем верховой, и на древесных болотах меньше, чем на открытых. Таким образом, повышение трофности растительности и почвы, увеличение облесенности болот и снижение скорости торфонакопления находятся в прямой взаимосвязи.

В подтаежной подзоне, как и в среднетаежной, абсолютно господствуют открытые болота. Это, видимо, вызвано тем, что их интенсивной облесенности препятствует засоленность. Однако облесение болот также происходит, но меньше, чем в южной тайге.

ТАБЛИЦА 3

Характеристика торфяной залежи на болотах различных подзон

Подзоны	Древесные болота							Открытые болота						
	растительная группировка по табл. 1	тип торфяной залежи						растительная группировка по табл. 1	тип торфяной залежи					
		низинная		смешанная и переходная		верховая			низинная		смешанная и переходная		верховая	
		S	h	S	h	S	h		S	h	S	h	S	h
Средняя тайга	1.2.3.1. Олиг. сосн.-кустарничк.-сфагн.	—	—	50/7	1.5	663/93	1.5	1.2.4.1. Олиг. озерково-гряд.-мочаж.	—	—	47/5	1.6	968/95	1.7
Южная тайга	2.2.3.1. Олиг. сосн.-кустарничк.-сфагн.	318/42	1.4	166/22	2.0	280/36	2.2	2.2.4.1. Олиг. озерково-гряд.-мочаж.	127/23	2.2	57/11	3.0	354/66	3.1
								2.2.4.2. Мезотр. озерково-гряд.-мочаж.	13/70	1.5	6/30	1.1		
Подтайга	3.2.3.1. Олиг. и мезотр. сосн.-кустарничк.-сфагн.					15	1.4							
	3.2.3.2. Евтр. бер., сосн.-бер. осок.-сфагн. и вейн.-сфагн.	56	1.2					3.2.4.1. Евтр. ерник.-осок.-сфагн.-гипн. гомоген. и гряд.-мочаж.	105	1.2				
								3.2.4.2. Евтр. тростн.-осок.	48	1.4				

Примечание. S — площадь (числитель — 100 км^2, знаменатель — процент); h — мощность торфяной залежи, м.

ЛИТЕРАТУРА

Богоявленский Б. А., Ильина И. С. О методике составления обзорной геоботанической карты Западно-Сибирской равнины. — В кн.: Проблемы тематического картографирования. Иркутск: Институт географии Сибири и Дальнего Востока СО АН СССР, 1970, с. 226—244. — *Боч М. С., Мазинг В. В.* Экосистемы болот СССР. Л.: Наука, 1979. 188 с. — *Глебов Ф. З.* Некоторые черты природы болотных и заболоченных лесов. — В кн.: Вопросы лесоведения. Т. 1. Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР, 1970, с. 262—281. — *Глебов Ф. З., Александрова С. Р.* Фитоценотическая характеристика, гидротермический режим и почвенная микрофлора некоторых типов болотных лесов Томского стационара в связи с микрорельефом. — В кн.: Комплексная оценка болот и заболоченных лесов в связи с их мелиорацией. Новосибирск: Наука, 1973, с. 44—94. — *Глебов Ф. З., Толейко Л. С.* О биологической продуктивности болотных лесов, лесообразовательном и болотообразовательном процессах. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 9, с. 1336—1347. — *Горожанкина С. М., Константинов В. Д.* Заболоченные темнохвойные леса Среднего Приобья. — В кн.: Теория и практика лесного болотоведения и гидролесомелиорации. Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР, 1976, с. 19—36. — *Ильина И. С.* Геоботаническое районирование на основе структурно-динамического анализа растительности. — В кн.: IV Всес. совещ. по классификации растительности (соотношение таксономических единиц классификации растительности и единиц геоботанического районирования). Тез. докл., 15—18 октября 1974 г. Львов: Институт ботаники АН УССР (Львовское отделение), 1974, с. 21—24. — *Ильина И. С.* Вопросы географии растительности темнохвойной тайги Западно-Сибирской равнины. — География и природ. ресурсы, 1981, № 4, с. 120—127. — *Ильина И. С.* Зональные закономерности растительного покрова Западно-Сибирской равнины. — Изв. ВГО, 1982, т. 114, № 5, с. 376—386. — *Ильина И. С., Махно В. Д.* Геоботаническое районирование. М. 1 : 12 500 000. Врезка на карте: Растительность Западно-Сибирской равнины. М.: ГУГК, 1976. — *Ильина И. С., Лапшина Е. И., Махно В. Д., Романова Е. А.* Принцип составления обзорной «Карты растительности Западно-Сибирской равнины». — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1977, с. 41—58. — *Инструкция* по устройству государственного лесного фонда СССР. Ч. 2. Полевые работы. М.: Всес. об-во «Леспроект», 1964. 67 с. — *Львов Ю. А.* Характер и механизмы заболачивания территории Томской области. — В кн.: Теория и практика лесного болотоведения и гидролесомелиорации. Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР, 1976, с. 36—44. — *Платонов Г. М.* Болота северной части междуречья Оби и Томи. — В кн.: Заболоченные леса и болота Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 65—95. — *Пьявченко Н. И.* Лесное болотоведение. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 192 с. — *Пьявченко Н. И.* Типы болотных лесов Томского стационара. — В кн.: Особенности болотообразования в некоторых лесных и предгорных районах Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1965, с. 97—113. — *Растительность* Западно-Сибирской равнины. Карта. М. 1 : 1 500 000. М.: ГУГК, 1976. — *Таран И. В.* Осушительные работы в лесах Новосибирской области. — В кн.: Труды по лесному хозяйству Сибири, вып. 8. Новосибирск: Наука, 1964, с. 19—25. — *Тюремнов С. Н.* Торфяные месторождения. Изд. 3-е. М.: Недра, 1976. 488 с. — *Указания* по классификации и диагностике почв. Вып. 1. Почвы таежно-лесных областей СССР. М.: Колос, 1967. 78 с.

Институт леса и древесины
им. В. Н. Сукачева СО АН СССР,
Красноярск.

Получено 1 VIII 1983.

УДК 582.623 (571.511) Бот. журн., т. 69, № 12

Н. А. Секретарева

РОД *SALIX* (*SALICACEAE*) В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ СЫРАДАСАЙ (ЗАПАДНЫЙ ТАЙМЫР)

N. A. SEKRETAREVA. THE GENUS *SALIX* (*SALICACEAE*) IN THE VEGETATION COVER OF THE MIDDLE REACHES OF THE SYRADASAJ RIVER (WESTERN TAIMYR)

Дается краткая характеристика жизненных форм и распределения по экотопам 5 видов ив. Подробно рассматриваются сообщества с участием *Salix reptans* и *S. lanata*, выделены основные типы этих сообществ. Кустарниковая растительность представлена ивняками *S. lanata*, которые встречаются только в неплакорных условиях. Наиболее активным видом среди ив выступает *S. reptans*, повсеместно заселившая сырые и переувлажненные местообитания.

Район среднего течения р. Сырадасай (в 110 км на юго-восток от пос. Диксон) относят или к северной полосе субарктических тундр (Александрова, 1977) или к подзоне типичных тундр (Городков, 1935; Чернов, Матвеева, 1979).[1]

[1] Автор принимает зональное деление Ю. И. Чернова и Н. В. Матвеевой (1979) и относит район работ к подзоне типичных тундр.

Общей чертой подзоны типичных тундр Таймыра является заметное снижение роли кустарников в сложении растительного покрова при продвижении с юга на север, при этом на плакорах кустарники нигде не образуют сообществ с высокой сомкнутостью. Высокие кустарники встречаются преимущественно в неплакорных условиях, а для зональных сообществ характерны простратные или невысокие гемипростратные формы. Район среднего течения р. Сырадасай находится на одной широте со стационаром «Тарея», растительность которого изучена достаточно подробно (Матвеева и др., 1973; Матвеева, 1978). Обе территории можно отнести к южной полосе типичных тундр, поскольку позиции кустарников еще сильны, особенно в неплакорных условиях, где хорошо развиты кустарниковые заросли ив. Встречаются, хотя и не плодоносят, гипоарктические кустарнички *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*, *Ledum decumbens* и полутравы — *Rubus chamaemorus*, *Pyrola grandiflora*.[2] В районе Тареи *Betula nana* обычно растет на валиках старых полигональных болот, на осушенных полигонах, по склонам долин, в небольшом обилии постоянна в плакорных дриадово-осоково-моховых тундрах (Полозова, Тихомиров, 1971). В бассейне р. Сырадасай *B. nana* спорадически встречается на буграх в тундрово-болотных комплексах, где распластанные кустики имеют высоту не более 0.2—0.3 м, еще реже — в виде отдельных кустов высотой 0.5 м — в верхних частях долин ручьев, межувальных понижениях и по краям ивняков в пойме реки, но на плакорах отсутствует. Таким образом, район работ представляет собой северный вариант южной полосы типичных тундр, что обусловлено более холодным климатом (близость моря).

Род *Salix* представлен 5 видами: *S. nummularia*, *S. polaris*, *S. pulchra*, *S. reptans* и *S. lanata*. Эти виды существенно различаются как по жизненным формам (кустарники и кустарнички), так и по своей активности. Кустарники представлены *S. lanata*, *S. reptans* и *S. pulchra*. Все виды кустарниковых ив в данном районе низкорослы и относятся к гемипростратным формам с незначительными годичными приростами и долговечными скелетными осями (Полозова, 1978). Самый крупный из кустарников — *S. lanata* — имеет высоту 40—65 см, *S. reptans* в наиболее благоприятных условиях достигает в среднем 30—40 см, наименьшая высота у *S. pulchra*, которая чаще всего полегает, и лишь концы ветвей приподнимаются на 20—25 см. Всем этим видам свойственны придаточное укоренение и вегетативное размножение. Кустарнички представлены *S. nummularia* и *S. polaris*. Оба вида относятся к простратным (шпалерным) стержнекорневым формам (Полозова, 1978), их высота, как правило, не превышает 3—5 см. *S. nummularia* — надземно ветвящийся (аэроксильный), а *S. polaris* — подземно ветвящийся (геоксильный) кустарничек, у которого основная масса ветвей расположена в толще моховой дернины.

Т. Г. Дервиз-Соколова (1982) указывает на значительную динамичность и большую пластичность жизненных форм у ив, отмечая, что трансформация жизненных форм — не однонаправленный процесс и зависит от условий окружающей среды. Наиболее ярко изменение жизненной формы проявлиется у *S. reptans*: в долинах ручьев она имеет вид прямостоячего низкого кустарника, в сырых тундрах приобретает полегающую форму, и, наконец, в переувлажненных тундрах и болотах имеет вид гемипростратного кустарничка.

Из 5 видов ив в среднем течении р. Сырадасай особенно широко распространены *S. reptans*, *S. lanata*, *S. polaris*. Наибольшую роль в растительном покрове среди них играет *S. reptans*, которая особенно обильна в сырых и переувлажненных местообитаниях: она — содоминант в ивово-осоково-пушицево-моховых тундрах, занимающих большие пространства на пологих склонах водоразделов, встречается также в долинах ручьев по краю ивняков из *S. lanata*, по ложбинам стока, по краям болот, на торфянистых буграх, по сырым шлейфам гор.

Кустарниковая растительность представлена ивняками из *S. lanata*. Кустарниковые сообщества приурочены исключительно к неплакорным местообитаниям и не занимают больших площадей. Густые заросли *S. lanata* тянутся

---

[2] Латинские названия видов приводятся по публикациям стационара «Тарея» (Полозова, Тихомиров, 1971; Матвеева и др., 1973).

вдоль ручьев в пойме реки, более разреженные сообщества развиты по ложбинам стока, в понижениях на склонах увалов, т. е. там, где скапливается достаточное количество снега.

S. polaris встречается в большинстве сообществ как на водоразделах, так и в долине реки, но в значительном обилии произрастает только в наиболее заснеженных местах — в распадках, особенно по окраинам снежников, а также в пойменных кустарниках.

S. pulchra — обычное растение сырых и переувлажненных тундр межувальных понижений на водоразделах, особенно обильно в пойме реки в краевой части болот и на плоских буграх.

S. nummularia преимущественно растет на более дренированных сухих участках, обильно представлена на приречных песчаных валах вдоль левого берега реки, очень редко встречается и на водоразделах.

Последние 3 вида не образуют самостоятельных сообществ, но иногда присутствуют в большом количестве в кустарниковых и тундровых сообществах.

Сообщества с участием *Salix reptans*

Обширные водораздельные пространства, заключенные между долиной р. Сырадасай и невысокими горными грядами (отдельные поднятия свыше 300 м над ур. м.), имеют полого-увалистый рельеф с заметным общим уклоном в сторону реки. Высокие и выпуклые участки водоразделов (плакоры) заняты зональной растительностью — дриадово-осоково-моховыми пятнистыми тундрами, пологие склоны увалов и межувальные понижения — сырыми тундрами (переходными между плакорными тундрами и болотами) и болотно-тундровыми комплексами, где чередуются фрагменты болотных и тундровых сообществ. Так, пологие склоны увалов занимают ивово-осоково-пушицево-моховые сырые тундры, а центральные части межувальных понижений — пушицево-осоково-моховые болота с буграми высотою 0.5—1.0 м с распластанной на них *Betula nana* (здесь же были найдены *Rubus chamaemorus* и *Ledum decumbens*.) Бугры сложены главным образом мхами из родов *Polytrichum*, *Dicranum*, *Sphagnum* sp. sp.

В сырых тундрах пологих склонов увалов, как и на шлейфах водораздельных склонов, отсутствуют резкие границы между отдельными фитоценозами. Постепенная смена одних сообществ другими происходит на значительных пространствах. Сообщества в большой степени сходны между собой и различаются лишь преобладанием того или иного доминирующего вида в травяном ярусе. Так, в наиболее широко распространенных ивово-осоково-пушицево-моховых сообществах господствует *Eriophorum angustifolium*, а в ивово-пушицево-осоково-моховых преобладает *Carex stans*. Последние лучше всего представлены на пологих шлейфах водораздельных склонов, обращенных к реке (более подробно эти сообщества рассматриваются ниже). Из-за довольно кратковременного обследования территории выделение ассоциаций и других синтаксонов не проводилось, но по сути дела описанные ниже сообщества вполне могут рассматриваться как варианты одной ассоциации.

Ивово-осоково-пушицево-моховые тундры, где *Salix reptans* является содоминантом (табл. 1), на пологих склонах увалов занимают значительные площади, в целом даже бо́льшие, чем зональные тундры на плакорах. Присутствие *S. reptans* придает этим сообществам сизовато-зеленый аспект, хотя общее покрытие вида невелико (30—35%). Эти сообщества имеют более сложную вертикальную структуру, чем зональные тундры: разреженный кустарниковый ярус (высота *S. reptans* 30—40 см), травяной ярус (10—25 см) и сплошной моховой покров (5—7 см). *S. reptans* не оказывает заметного влияния на нижние ярусы. [3] В травяном ярусе этих сообществ главными доминантами выступают *Eriophorum angustifolium* (проективное покрытие 55—70%) и *Carex stans* (15—25%). Разнотравье в сумме покрывает 15—20% площади. В этих сообществах хорошо выражен нанорельеф, в результате чего растения распределяются неравномерно.

---

[3] По устному сообщению Н. В. Матвеевой, в долине р. Ленивой на пологих шлейфах распространены похожие пушицево-моховые тундры без *S. reptans*.

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав сообществ с участием *Salix reptans*

Вид	Сообщества											
	ивово-осоково-пушицево-моховое						ивово-пушицево-осоково-моховое					
	элемент рельефа											
	пологие склоны увалов						шлейфы склонов			болотистые низины		
	№ описания											
	20	21	22	23	1	5	6	7	10	8	24	31
Цветковые												
Hierochloë pauciflora	—	—	+	+	+	—	—	—	—	3	2	+
Arctagrostis latifolia	+	+	+	1	+	+	+	1	+	+	+	+
Calamagrostis holmii	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	3	1
Poa arctica	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	1	—
Festuca brachyphylla *	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—
Eriophorum angustifolium	70	70	70	55	65	65	25	20	25	25	30	20
E. vaginatum	—	—	—	—	+	1	5	10	10	—	—	—
Carex stans	15	15	15	25	20	20	35	30	30	60	55	65
C. ensifolia subsp. *arcticibirica* *	—	—	—	—	2	1	2	5	10	—	—	—
Juncus biglumis *	—	—	—	—	+	—	—	+	+	—	—	—
Luzula nivalis	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—
Lloydia serotina	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—
Salix polaris	—	—	—	—	—	—	+	+	1	—	—	—
S. reptans	35	35	35	35	30	30	25	25	20	15	10	15
S. pulchra	—	—	—	—	3	2	—	—	—	5	7	2
S. lanata	—	—	—	—	1	+	+	+	—	—	—	—
Betula nana	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—
Rumex acetosa subsp. *pseudoxyria*	2	1	1	1	3	2	1	+	+	—	—	—
R. arcticus	2	1	+	+	3	3	3	2	2	+	+	+
Polygonum viviparum	1	1	1	1	1	1	+	1	+	+	1	+
Stellaria ciliatosepala	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	1	+
Cerastium regelii *	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—
Sagina intermedia *	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—
Minuartia macrocarpa *	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
Gastrolychnis affinis *	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—
Caltha arctica	1	1	1	1	+	+	+	+	+	2	2	1
Ranunculus sulphureus	—	—	—	—	+	—	—	+	+	—	—	—
R. affinis	+	1	1	+	+	+	+	+	+	—	—	+
R. borealis	—	—	+	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Thalictrum alpinum	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—
Eutrema edwardsii	1	+	+	+	1	1	1	+	+	—	—	—
Cardamine bellidifolia	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—
C. pratensis	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—
Draba oblongata	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—
D. pseudopilosa	+	+	+	—	+	+	+	+	+	—	—	—
Saxifraga nelsoniana	2	3	3	3	3	3	3	3	3	1	1	2
S. hieracifolia	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
S. hirculus	—	—	1	—	+	+	1	+	+	—	—	—
S. foliolosa *	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—
S. cernua	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Chrysosplenium alternifolium	1	1	+	+	+	1	1	1	1	+	+	1
Comarum palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Potentilla stipularis	+	—	—	—	—	+	—	+	+	+	—	—
P. emarginata	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—
Dryas punctata *	—	—	—	—	2	2	3	5	5	—	—	—
Epilobium davuricum *	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—
Pyrola grandiflora	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—
Polemonium acutiflorum	—	—	+	2	+	+	+	+	+	—	—	—
Lagotis minor	1	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—
Pedicularis sudetica	+	2	1	+	+	+	+	+	+	2	3	2
P. hirsuta	—	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	—
Valeriana capitata	2	1	1	1	2	1	2	1	2	+	+	+
Nardosmia gmelinii	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—
Senecio atripurpureus	+	+	+	1	1	+	+	+	+	+	+	1
Мхи												
Polytrichum alpinum	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	—	—
P. strictum	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	—	—
P. juniperinum	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—

Вид	Сообщества											
	ивово-осоково-пушицево-моховое						ивово-пушицево-осоково-моховое					
	элемент рельефа											
	пологие склоны увалов						шлейфы склонов			болотистые низины		
	№ описания											
	20	21	22	23	1	5	6	7	10	8	24	31
Ditrichum flexicaule	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
Distichium capillaceum	—	—	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—
Dicranum elongatum	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—
D. congestum	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
D. angustum	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Bryum sp.	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—
Mnium sp.	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
Cinclidium sp.	—	—	—	—	+	+	+	+	—	+	+	—
Aulacomnium palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	5	5
A. turgidum	5	5	5	5	7	5	5	7	5	30	30	35
Campylium sp.	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
Drepanocladus uncinatus	5	5	5	5	3	5	10	10	15	5	5	7
D. revolvens	—	—	—	—	+	+	+	+	3	—	—	—
Calliergon sp.	20	20	25	20	20	15	5	5	5	45	40	45
Tomenthypnum nitens	20	10	15	15	15	15	20	20	25	5	5	5
Brachythecium sp.	—	—	—	—	+	+	+	—	+	+	—	—
Cirriphyllum cirrosum	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Hypnum sp.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Hylocomium splendens var. *alaskanum*	45	55	45	50	40	45	55	50	40	5	5	5
Ptilidium ciliare	5	5	5	3	5	5	+	+	5	+	+	+
Лишайники												
Psoroma hypnorum	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—
Nephroma expallidum	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—
Peltigera aphthosa	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—
P. canina	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
P. polydactyla	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
P. spuria	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
P. malacea	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
Cladonia amaurocraea	+	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—
C. macroceras	—	—	—	—	+	—	+	+	+	—	—	—
C. pleurota	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
C. pyxidata	+	—	—	—	+	+	+	+	+	+	—	—
Stereocaulon alpinum	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Cetraria cucullata	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—
C. islandica	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Dactylina arctica	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Sticta arctica	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—

Примечание. Здесь и в табл. 2: цифры — покрытие вида, %; знак «+» — покрытие меньше 1%; звездочкой отмечены виды, встречающиеся только на пятнах голого грунта и валиках.

Даже с вертолета можно наблюдать волнистость поверхности (сизые полосы) из-за того, что *S. reptans* приурочена к невысоким повышениям (17—20 см), часто, но не всегда вытянутым поперек склона. Сырые понижения (мочажины) между ними заняты преимущественно осокой и пушицей, чаще без ивы, хотя последняя изредка заходит и сюда. Моховой покров повышений слагается в основном тундровыми видами: *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*. Здесь же в небольшом обилии встречаются лишайники *Dactylina arctica*, *Cetraria islandica*, *Peltigera aphthosa* и др. На повышениях сосредоточено большинство разнотравья: *Saxifraga nelsoniana*,[4] *Valeriana capitata*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Ranunculus affinis*, *Rumex arcticus*, *Polygonum viviparum*, и злаков: *Arctagrostis latifolia*, *Calamagrostis holmii*, *Poa arctica*. Пушица достаточно равномерно распределена

[4] *Saxifraga nelsoniana* D. Don (=*S. punctata* auct. fl. Taim.).



Рис. 1. Горизонтальная структура комплекса пушицево-осоково-мохового и дриадово-осоково-мохового сообществ с кустами *Salix lanata*. Размер площадки 10×10 м.

1 — голый грунт, 2 — зарастающие участки пятен, 3 — дриадово-осоково-моховая группировка на валиках, 4 — пушицево-осоково-моховое сообщество в понижениях, 5 — проекция крон *S. lanata*.

на повышениях и в мочажинах, доля осоки выше в мочажинах (проективное покрытие до 40—60%). Из разнотравья в сырых мочажинах обильны *Caltha arctica* и *Pedicularis sudetica*. В сплошном моховом покрове господствуют виды родов *Calliergon*, *Drepanocladus*, некоторые печеночники. Соотношение повышений и мочажин не остается постоянным: в средних частях пологих склонов увалов первые обычно занимают 55—60% площади, вторые — 40—45%, в нижних частях склонов при переходе к болотным комплексам на дне межувальных понижений площадь мочажин возрастает до 60—80%, увеличивается доля *Carex stans* и уменьшается — *Salix reptans*, в травяном ярусе начинает попадаться *Hierochloë pauciflora*, которая характерна для осоково-моховых болот.

Кроме пологих склонов увалов, ивово-осоково-пушицево-моховые сообщества встречаются и на шлейфах горных склонов. На сырых шлейфах хорошо выражен нанорельеф: повышения (70%) и мочажины (30%), которые располагаются поперек склона. *Salix reptans* (высота 25 см) покрывает 15% площади и сосредоточена главным образом на повышениях. В сырых мочажинах господствуют также *Carex stans* и *Eriophorum angustifolium*, влаголюбивые виды мхов и разнотравья.

В ивово-осоково-пушицево-моховых сообществах на пологих склонах увалов встречаются пятна голого грунта (1—2% всей площади), чаще всего заросшие мхами, лишайниками, специфическими цветковыми растениями: *Epilobium*

davuricum, *Juncus biglumis*, *Sagina intermedia*, *Saxifraga foliosa* и др. Пятна нередко окаймлены валиком с *Dryas punctata* и *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica*. По сути это фрагменты дриадово-осоково-моховых пятнистых тундр (зональные сообщества); в верхних частях пологих склонов увалов при переходе к плакорам их площадь увеличивается, происходит постепенная смена одних сообществ другими. Вместе с *S. reptans* между пятнами встречаются кустики *S. lanata*. В травяном покрове выше доля осоки по сравнению с пушицей. На рис. 1 показана горизонтальная структура комплекса пушицево-осоково-мохового сообщества в понижениях с фрагментами дриадово-осоково-моховой пятнистой тундры с кустами *S. lanata*. Здесь хорошо видно, что *S. lanata* не оказывает какого-либо влияния на структуру нижних ярусов.

На пологих шлейфах водораздельных склонов, обращенных к реке, можно наблюдать постепенную смену зональных сообществ ивово-пушицево-осоково-моховыми сообществами (табл. 1). В средних частях шлейфов пятна, голые или заросшие, вместе с валиками занимают в среднем 5—15% площади, в нижних — до 20. Основная же площадь шлейфов занята ивово-пушицево-осоково-моховыми сообществами, которые очень сходны с ивово-осоково-пушицево-моховыми сообществами пологих склонов увалов. В травяном ярусе по-прежнему доминируют *Carex stans* и *Eriophorum angustifolium*, однако проективное покрытие пушицы здесь значительно ниже (20—25%), в то время как у осоки возрастает (30—35%). Несколько уменьшается и покрытие *Salix reptans* (20—25%). Пологие шлейфы в начале лета (июль) весьма обильно увлажнены водами от тающего снега, поэтому в нижних частях шлейфов появляется *E. vaginatum* (5—10%), на валиках вокруг пятен возрастает обилие *Salix polaris*.

Достаточно обильно *S. reptans* представлена в плоскобугристых болотах межувальных понижений и поймы реки, где она сильно полегает, достигая высоты не более 25 см, и имеет вид гемипростратного кустарничка. *S. reptans* преимущественно приурочена к повышенным элементам нанорельефа и плоским буграм, где покрытие вида 20—25% (здесь же встречается и *S. pulchra* — 5—7%). В сырых пушицево-осоково-моховых мочажинах, которые занимают от 45 до 80% площади, покрытие *S. reptans* не более 10—15% (табл. 1). В травяном покрове мочажин доминантом является *Carex stans* (55—65%), содоминантом — *Eriophorum angustifolium* (20—30%). Из разнотравья обильно встречаются *Caltha arctica*, *Pedicularis sudetica*, *P. hirsuta*, из злаков — *Hierochloë pauciflora*. В сплошном моховом покрове господствуют виды рода *Calliergon*, *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*.

Сообщества с участием *Salix lanata*

В районе исследований *S. lanata* — единственный вид среди ив, который образует густые кустарниковые заросли вдоль берегов ручьев в пойменной части реки. Ручьи, как правило, не имеют хорошо выраженной поймы, и ивняки тянутся по обоим берегам полосой шириной 15—25 м. Наиболее густые заросли располагаются вдоль русла. В зависимости от состава и структуры нижних ярусов (табл. 2) выделяется несколько типов ивняков.

Разнотравные ивняки занимают наиболее дренированные краевые участки вдоль русел ручьев. *S. lanata* образует густые (90—95%), но не очень высокие (45—55 см) заросли. В травяном ярусе господствует разнотравье, которое представлено обильно (45—50%) и достаточно разнообразно: *Saxifraga nelsoniana*, *Tanacetum bipinnatum*, *Ranunculus borealis*, *Valeriana capitata*, *Polygonum viviparum*, *P. bistorta*, *Myosotis asiatica*, *Astragalus umbellatum*, *Parrya nudicaulis*, *Saxifraga cernua*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Polemonium acutiflorum*, *Pedicularis*, *oederi*, *Stellaria*, *ciliatosepala*, *Senecio resedifolius* и др. Вдоль самой воды по краю ивняков обильно растет *Nardosmia frigida*. Участки с разнотравными ивняками испытывают затопление паводковыми водами (кусты наклонены по течению ручья, на ветвях видны следы нанесенного ила), поэтому сплошной моховой покров здесь отсутствует. Мхи (мощность «дернины» 1—1.5 см) распределены неравномерно и в основном сосредоточены у стволиков кустов, где представлены видами родов *Bryum*, *Mnium*, *Cinclidium* и некоторыми печеночниками. Почвы под разнотравными ивняками не развиты, растения поселяются (в том числе и кустарники) на достаточно увлажненном аллювиальном легком

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав сообществ с участием *Salix lanata* в долинах ручьев

Вид	Сообщества: разнотравное				осоково-пушицево-моховое						разнотравно-осоково-ивково-моховое			разнотравно-дриадово-ивково-моховое	
	номер описаний														
	16	18	27	28	14	17	19	25	26	29	11	12	15	3	13
Цветковые															
Equisetum variegatum	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—
E. arvense subsp. *boreale*	1	1	2	1	+	—	+	—	+	+	1	1	1	+	1
Arctagrostis latifolia	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	3	1
Calamagrostis holmii	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Poa arctica	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Festuca cryophila	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—
F. brachyphylla	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Eriophorum angustifolium	—	—	—	—	75	70	70	65	75	75	—	—	—	—	—
Carex stans	+	+	+	+	10	10	10	15	10	10	35	35	40	—	—
C. ensifolia subsp. *arctisibirica*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	5
Luzula confusa	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	+
L. nivalis	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+
Lloydia serotina	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—	+	—	+	+
Salix polaris	5	3	1	+	1	5	+	+	+	+	50	45	40	55	40
S. reptans	—	—	—	—	10	—	+	+	+	+	+	+	—	—	+
S. pulchra	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. lanata	95	95	90	95	65	70	60	70	65	70	45	50	50	50	55
Betula nana	—	—	+	—	+	—	—	+	—	+	—	—	—	+	+
Oxyria digyna	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Rumex arcticus	—	—	—	—	1	2	1	2	1	1	+	+	+	+	+
Polygonum viviparum	2	2	1	2	1	1	+	+	1	1	1	1	1	1	1
P. bistorta	2	1	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2
Stellaria ciliatosepala	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	1	1
Cerastium regelii	+	+	1	3	—	+	+	—	+	—	1	+	+	+	1
Ranunculus borealis	5	5	8	10	1	1	1	1	1	2	5	5	7	+	1
R. sulphureus	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	1	—	—
R. monophyllus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Eutrema edwardsii	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+
Cardamine bellidifolia	—	+	—	—	+	+	—	—	—	—	+	+	+	+	+
C. pratensis	1	+	1	+	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+	1
Parrya nudicaulis	1	2	1	2	+	+	+	+	+	1	1	+	1	1	2
Draba hirta	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+
Saxifraga nelsoniana	7	5	5	5	2	2	2	2	2	2	6	7	6	2	3
S. hieracifolia	+	+	+	1	+	2	+	+	+	+	+	+	1	+	—
S. hirculus	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—
S. cernua	2	2	2	2	+	+	+	+	+	+	2	2	+	+	1
Chrysosplenium alternifolium	2	3	2	3	1	1	1	1	+	+	+	2	+	+	+
Potentilla stipularis	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
P. emarginata	—	—	—	—	+	+	—	+	+	+	—	—	—	+	1
Dryas punctata	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	+	+	+	30	35
Astragalus umbellatus	2	2	2	1	—	—	—	—	+	—	1	1	1	5	3
A. subpolaris	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—
Hedysarum arcticum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—
Pyrola grandiflora	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—
Polemonium acutiflorum	2	2	2	2	+	+	+	1	+	+	+	2	1	+	+
Eritrichium villosum	+	+	1	—	—	—	+	—	+	—	1	+	1	1	1
Myosotis asiatica	2	2	5	6	+	+	+	+	+	+	5	2	2	1	2
Lagotis minor	1	1	+	1	1	+	1	+	+	+	+	+	1	+	+
Pedicularis sudetica	+	—	+	1	—	—	+	+	+	+	—	+	+	+	+
P. hirsuta	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P. oederi	2	2	1	2	—	—	—	—	—	—	+	2	+	+	—
Valeriana capitata	1	2	2	3	2	1	1	1	1	1	2	3	5	2	2
Antennaria villifera	1	+	+	+	—	—	—	—	—	—	+	+	1	—	—
Tanacetum bipinnatum	5	5	7	6	—	—	—	—	—	—	1	1	2	—	—
Nardosmia frigida	1	+	1	+	—	—	2	+	+	+	+	+	+	—	—

Вид	Сообщества														
	разнотравное				осоково-пушицево-моховое						разнотравно-осоково-ивково-моховое			разнотравно-дриадово-ивково-моховое	
	номер описаний														
	16	18	27	28	14	17	19	25	26	29	11	12	15	3	13
Nardosmia gmelinii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	+	+	—	—
Senecio atripurpureus	—	—	—	—	1	1	+	1	1	1	—	—	—	+	+
S. resedifolius	2	1	+	+	—	+	—	—	—	—	2	2	2	1	1
Saussurea tilesii	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Мхи															
Sphagnum squarrosum	—	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. teres	—	—	—	—	—	—	—	10	—	+	—	—	—	—	—
Polytrichum alpinum	3	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	25	10
P. strictum	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	30	15
P. juniperinum	—	—	—	—	5	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—
Disttchium capillaceum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	+
Dicranum sp.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
Bryum sp.	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+
Mnium sp.	+	+	+	+	—	—	+	—	—	—	+	+	+	—	—
Cinclidium sp.	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—
Aulacomnium turgidum	—	—	—	—	5	10	5	5	5	5	+	+	+	1	+
Drepanocladus uncinatus	5	+	15	+	20	30	35	30	30	35	10	10	15	5	5
Tomenthypnum nitens	+	+	+	+	5	5	5	15	15	15	20	15	20	25	10
Brachythecium sp.	+	+	+	—	—	—	+	—	—	—	+	+	—	+	—
Hypnum sp.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Hylocomium splendens var. *alaskanum*	+	+	+	+	50	30	50	35	45	45	60	55	55	10	50
Ptilidium ciliare	—	—	—	—	3	—	+	+	—	+	5	2	2	2	+
Лишайники															
Nephroma expallidum	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—
Peltigera aphthosa	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+	1	2	1	+	+
P. canina	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P. polydactyla	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	2	5	1	—	+
Solorina bispora	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Cladonia amaurocraea	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	+	+	—	+
C. gracilis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
C. macroceras	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
C. pleurota	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
C. pyxidata	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+
Stereocaulon alpinum	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	1	2	+	+	+
Cetraria cucullata	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	+	+
C. delisei	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
C. islandica	+	+	+	+	+	+	1	1	1	+	+	1	+	+	+
Dactylina arctica	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+
D. ramulosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Tamnolia vermicularis	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sticta arctica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—

суглинке. Корни ив проникают на глубину 18—20 см. Уровень мерзлоты в июле опускается до 47—50 см.

Разнотравные ивняки сменяются осоково-пушицево-моховыми. На рис. 2 показана горизонтальная структура разреженного ивняка из *S. lanata* в долине ручья при переходе от одного типа ивняка к другому. Сомкнутость яруса S. *lanata* 60—70%, средняя высота кустов — 40—50 см. По внешнему краю этих сообществ к *S. lanata* присоединяется *S. reptans*. В травяном покрове доминирует *Eriophorum angustifolium* (65—75%), содоминант — *Carex stans* (10—15%). Разнотравье (*Rumex arcticus*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga nelsoniana*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Valeriana capitata*, *Senecio atripurpureus* —10—15%) сосредоточено в основном под кроной кустов. Из злаков наиболее часто встречаются *Arctagrostis latifolia* и *Calamagrostis holmii*. Сплошной моховой покров мощностью 5—6 см сложен *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Tomenthypnum nitens*, *Ptilidium ciliare*, *Aulacomnium turgidum*



Рис. 2. Горизонтальная структура разреженного ивняка из *Salix lanata* в долине ручья. Размер площадки 10×10 м.

1 — ивково-осоково-моховое сообщество, 2 — осоково-пушицево-моховое сообщество, 3 — участки голого грунта с разнотравьем, 4 — проекция крон *S. reptans*, 5 — проекция крон *S. lanata*.

и др. Эти ивняки, как и выше описанные, развиваются на легком суглинке. Однако из-за периодического переувлажнения минеральная основа сильно оглеена. Уровень мерзлоты в июле опускается до 25—30 см.

В местах, где имеется пойма, преимущественно в средних частях долины ручьев, представлены разнотравно-осоково-ивково-моховые ивняки. Кустарниковый ярус высотой 45—55 (65) см достаточно разрежен (45—50%). В травяном ярусе доминируют *Carex stans* (35—40%) и разнотравье (30—35%): *Ranunculus borealis*, *Saxifraga nelsoniana*, *Valeriana capitata*, *Myosotis asiatica*, *Senecio resedifolius*, *Polemonium acutiflorum* и др. Разнотравье равномерно распределяется по всей площади сообщества, тогда как *Carex stans* преимущественно сосредоточена на прогалинах между кустами. В кустарничковом ярусе доминирует *Salix polaris* (40—50%). Иногда *S. polaris* в большом обилии встречается в переходной полосе между двумя предыдущими типами ивняков. Сплошной моховой покров мощностью 3—4 см сложен *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Drepanocladus uncinatus*, *Ptilidium ciliare* и др. Лишайники достаточно обильны (5—10%) и в основном сосредоточены под кроной ив: *Peltigera polydactyla*, *P. aphthosa*, *Stereocaulon alpinum*, *Dactylina arctica*, *Cetraria islandica*.

В верхних частях долины ручьев, на переходе пологих шлейфов водораздельных склонов в пойму р. Сырадасай встречаются разнотравно-дриадово-

ивково-моховые ивняки. Высота кустов *Salix lanata* — 40—50 см, сомкнутость — 50—55%. В кустарничковом ярусе доминируют *Dryas punctata* (30—35%) и *Salix polaris* (40—55%), в травяном — господствует разнотравье (25—35%): *Astragalus umbellatus*, *Polygonum bistorta*, *Saxifraga nelsoniana*, *Parrya nudicaulis*, *Valeriana capitata*, *Senecio resedifolius*. Между кустами встречается *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica* (5—7%), которая вместе с *Dryas punctata* приурочена к буготкам. Сплошной моховой покров (3—4 см) сложен *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Drepanocladus uncinatus* и видами рода *Polytrichum*. Под кроной кустарников чаще всего селится разнотравье, немногочисленные лишайники (виды рода *Peltigera*, *Dactylina arctica*, *Cetraria islandica* и др.), а из мхов — виды родов *Cinclidium*, *Bryum*, *Drepanocladus*.

Кроме долин ручьев, сомкнутое сообщество *Salix lanata* площадью 35×15 м один раз было встречено в ложбине стока. Кусты высотой 35—45 см покрывают в среднем 45—50% площади. В травяном покрове доминируют *Carex stans* (20%) и *Eriophorum angustifolium* (60%), из разнотравья (10%) наиболее часто встречаются *Saxifraga nelsoniana*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Rumex arcticus*, из кустарничков — *S. polaris* (45—50%). В сплошном моховом покрове господствуют *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* (60%), *Tomenthypnum nitens* 10%), *Aulacomnium turgidum* (5%), *Ptilidium ciliare* (5%). По водотокам наиболее массовы виды родов *Drepanocladus*, *Calliergon*, *Hypnum*, *Sphagnum*, а под кроной кустарника — *Bryum*, *Mnium*, *Cinclidium*. Лишайники здесь мало обильны и представлены в основном *Peltigera canina*, *P. aphthosa*, *Dactylina arctica*, *Cetraria islandica*, *Cladonia pyxidata*. Под более густыми кронами ивы осока и пушица отсутствуют, но заходят отдельные виды разнотравья, лишайники.

Еще более низкие (20—25 см), но очень густые заросли (80—85%) *S. lanata* с примесью *S. reptans* встречаются вдоль песчаного прируслового вала реки. Кустарниковый ярус по высоте почти равен травяному. Очень красочный полидоминантный травяной покров (45—50%) слагается главным образом *Astragalus umbellatus*, *Ranunculus borealis*, *Saxifraga nelsoniana*, *S. cernua*, *Myosotis asiatica*, *Parrya nudicaulis*, *Pedicularis oederi*, *Valeriana capitata*, *Tanacetum bipinnatum*, *Armeria arctica*. В нижнем кустарничково-моховом ярусе господствует *Dryas punctata* (80%), мхи не образуют сомкнутого покрова и представлены в основном видами рода *Polytrichum*, в меньшей степени — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*. Эти сообщества можно назвать разнотравно-дриадовыми ивняками.

Таким образом, из 5 видов ив, встречающихся в среднем течении р. Сырадасай, лишь *Salix lanata* и *S. reptans* играют значительную роль в сложении растительного покрова. Кустарниковая растительность представлена ивняками *S. lanata*, которые встречаются только в неплакорных местообитаниях по долинам ручьев и не занимают больших площадей. Наиболее активный вид — *S. reptans* — почти повсеместно заселяет сырые и переувлажненные местообитания. В описываемом районе работ много болот, как в пойме, так и в межувальных понижениях, а пологие склоны увалов, достаточно заснеженные зимой и хорошо увлажненные летом, занимают пространства, значительно бо́льшие, чем плакорные участки, поэтому *S. reptans* находит для себя здесь много благоприятных местообитаний. Этот преимущественно равнинный, умеренно-арктический вид в среднем течении р. Сырадасай, по-видимому, имеет свой ценотический оптимум. В районе стационара «Тарея» меньшая роль *S. lanata* и *S. reptans* в растительном покрове объясняется отсутствием благоприятных местообитаний для их произрастания.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. — В кн.: Комаровские чтения, XXIX. Л.: Наука, 1977. 188 с. — *Городков Б. Н.* Растительность тундровой зоны СССР. М.; Л.:. Изд-во АН СССР, 1935. 142 с. — *Дервиз-Соколова Т. Г.* Жизненные формы ив северо-востока СССР. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 7, с. 975—982. — *Матвеева Н. В.* Растительность окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978, с. 72—113. — *Матвеева Н. В., Полозова Т. Г., Благодатских Л. С., Дорогостайская Е. В.* Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. —

В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, вып. 2, 1973, с. 7—49. — *Полозова Т. Г.* Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара. — В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978, с. 114—143. — *Полозова Т. Г., Тихомиров Б. А.* Сосудистые растения района Таймырского стационара. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1971, с. 161—184. — *Чернов Ю. И., Матвеева Н. В.* Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 166—200.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 XI 1983.

УДК 581.9 (571.651) Бот. журн., т. 69, № 12

А. Н. Полежаев, А. Н. Беркутенко

О ФЛОРЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВЕРХОВЬЯ РЕКИ МАЙН

A. N. POLEZHAYEV, A. N. BERKUTENKO. ON THE FLORA AND VEGETATION OF THE UPPER REACHES OF THE MINE RIVER

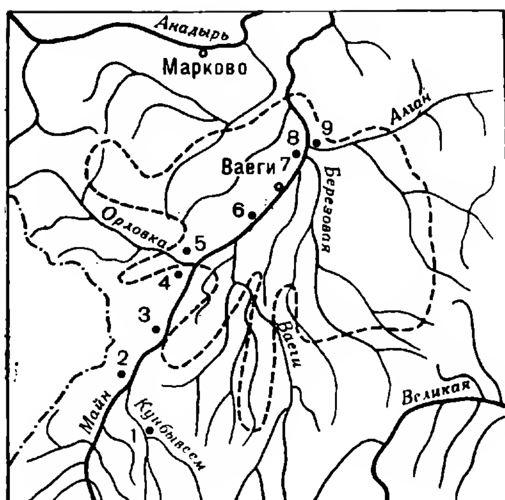
Дан краткий очерк растительности, приведен список 309 видов сосудистых растений; уточнены границы распространения лиственницы в районе верхнего и среднего течения р. Майн — одного из самых крупных притоков р. Анадырь Чукотского автономного округа.

Р. Майн — самый крупный из правых притоков р. Анадырь. Район водосбора р. Майн и его притоков в ботаническом отношении особенно интересен тем, что здесь на восточном пределе своего ареала произрастают *Larix gmelinii*, *Alnus hirsuta* и ряд видов травянистых растений.

Первые сведения по флоре и растительности р. Майн были получены В. Ф. Овсянниковым (1930), Л. Н. Тюлиной (1936), В. Н. Васильевым (1936, 1956). Специальные флористические исследования в среднем и нижнем течении р. Майн, от устья его правого притока — р. Ваеги — до впадения в р. Анадырь, были предприняты Ю. П. Кожевниковым (1977, 1980, 1981). Авторы провели ботанические работы на р. Майн в 1980—1981 гг., причем основные гербарные сборы были сделаны в ранее не изученном во флористическом отношении районе верхнего течения этой реки. Здесь были найдены новые для бассейна р. Майн виды сосудистых растений: *Helictotrichon dahuricum*, *Sedum aizoon* subsp. *kamtschaticum*, *Gentiana auriculata*, *Lomatogonium rotatum*, *Limosella aquatica* и др.; *Agrostis stolonifera*, *Pedicularis venusta* впервые обнаружены на территории Чукотского автономного округа. Места сбора растений показаны на рисунке.

В верховьях р. Майн течет по широкой 25—30-километровой долине, окруженной горами высотой 500—1000 м над ур. м. В долине много озер. Здесь широко распространены заросли кустарников (ивняки и ерники), болота. Небольшие возвышения заняты зарослями кедрового и ольхового стлаников с травяным или кустарничково-мохово-лишайниковым покровом. Ниже впадения ее правого притока — р. Куйбывеем — долина сужается, горы местами подступают к самому руслу. Примечательная особенность ландшафта здесь — крутые высокие берега, легко разрушаемые водой, — так называемые «яры». На них формируется пионерная растительность из *Calamagrostis langsdorffii*, *Descurainia sophioides*, *Tanacetum boreale*, *Chamerion angustifolium*, *Artemisia kruhsiana*, *Polygonum humifusum*, *Sedum telephium*, *Achillea camtschatica*. В местах, где река сменила русло и разрушение яров прекратилось, последние зарастают в основном *Alnus fruticosa*, образуется травяной покров. Так, на зарастающем яре горы Орлова были отмечены *A. fruticosa*, *Sorbus anadyrensis*, *Rosa acicularis*, *Rubus sachalinensis*, *Betula divaricata*. Здесь же были найдены небольшие остепненные участки с покровом из *Carex pediformis*, *Pulsatilla multifida*, *Dracocephalum palmatum*, *Potentilla anadyrensis*, *Artemisia kruhseana*, *Saxifraga funstonii*, *Thymus serpyllum* s. l. и др.

В верховьях р. Майн и по его крупным притокам распространены прирусловые лиственные леса, образованные *Chosenia arbutifolia* с примесью *Populus*



Пункты сбора растений.

1 — р. Автатваам, *2* — р. Чистая, *3* — р. Гусиная, *4* — р. Орловка, *5* — гора Орлова, *6* — 30 км выше пос. Ваеги, *7* — окр. пос. Ваеги, *8* — 15 км ниже пос. Ваеги, *9* — устье р. Алган. *Штриховой линией* показана граница лиственничного лесного острова, *штрихпунктиром* — граница между Чукотским и Корякским автономными округами.

---

suaveolens. Подлесок в таких лесах обычно образуют *Sorbus anadyrensis*, *Betula fruticosa*, *Salix schwerinii*.

За пределами участков леса виды, входящие в подлесок, формируют заросли прирусловых кустарников. Наземный покров в прирусловых лесах и кустарниковых зарослях обычно разнотравный, но встречаются участки с преобладанием зеленых мхов и лишайников (виды рода *Stereocaulon*). Здесь были найдены *Pyrola incarnata*, *Galium boreale*, *Thalictrum sparsiflorum*, *Aster sibiricus*, *Nardosmia frigida* и др.

В верховьях р. Куйбывеем в месте впадения в нее р. Автатваам встречены участки старого тополевника с злаково-разнотравным покровом ксероморфного облика. Отдельные мощные деревья тополя, частью засыхающие, растут на незаливаемом участке берега реки, сложенного песчано-галечниковыми отложениями. В наземном покрове произрастают *Helictotrichon dahuricum*, *Oxytropis evenorum*, *Sedum telephium*, *Potentilla nivea*, *P. arenosa*, *Trisetum spicatum* subsp. *molle*, *Rumex acetosa*, *Dianthus repens*, *Bromus pumpellianus*.

При продвижении вниз по течению реки отдельные участки прирусловых лесов постепенно смыкаются, образуя непрерывную полосу вдоль русла р. Майн, на островах и по его притокам. Древостой в лесах становится более мощным и пополняется новыми видами. В устье р. Куйбывеем появляется *Alnus hirsuta*, чуть ниже — *Betula platyphylla*, а в устье р. Орловки (левого притока р. Майн) — *Larix gmelinii*, возрастает обилие *Sorbus anadyrensis*.

В прилегающих к долине реки горах наблюдается следующая закономерность в вертикальном распределении растительности. Вершины высоких гор заняты каменистой пустыней с преобладанием накипных лишайников. Из высших растений здесь обычно встречаются *Draba nivalis*, *Ermania parryoides*, *Silene stenophylla*, *Hierochloë alpina*, *Minuartia arctica* и др. Каменистые пустыни ниже сменяются узкой полосой кустарничковых тундр или непосредственно граничат с зарослями кедрового и ольхового стлаников, покрывающих склоны гор от подножия до высоты 600—700 м над ур. м. На крутых склонах и выходах скал здесь встречаются растительные сообщества, слагаемые *Saxifraga funstonii*, *Dryopteris fragrans*, *Arnica frigida*, *Dicentra peregrina*, *Vaccinium vitis-idaea*.

Разнообразен флористический состав разнотравных лужаек среди зарослей ив по ручьям и небольшим речкам: *Saxifraga foliolosa*, *S. nelsoniana*, *Oxyria digyna*, *Polemonium acutiflorum*, *Veratrum oxysepalum* и др.

Из растений, селящихся по берегам водоемов и водных, следует отметить *Caltha natans*, *Limosella aquatica*, *Callitriche verna*, *Agrostis stolonifera*, *Utricularia vulgaris*, *Sparganium hyperboreum*, *Potamogeton filiformis*, *P. perfoliatus*. На галечниковых и песчаных косах найдены *Corispermum crassifolium*, *Crepis nana*, *Rorippa barbareifolia*, *R. palustris*.

Границы распространения лиственницы в пределах Майнского лесного острова (см. рисунок) нанесены с использованием данных лесной таксации и уточнены при обследовании территории с помощью вертолета. Основные массивы лиственницы приурочены к центральной части лесного острова. В лиственничниках много суховершинных деревьев и валежника, особенно много сухостоя ближе к вершинам, на сухих местообитаниях и в понижениях рельефа в переувлажненных местах. Вместе с тем среди отмерших деревьев много мо-

лодого подроста и живых деревьев, основная масса которых приурочена к средним частям склонов и ближе к подножию. В периферийных участках лесного острова отмечены целые массивы сухостойных лиственничников без признаков возобновления. Краевая граница распространения лиственницы в пределах лесного острова во многих случаях проведена по ее присутствию в составе прирусловых лесов, а не по наличию массивов лиственничников в долинах рек и на склонах гор. Не исключая влияния пирогенного фактора на растительность лесного острова, все же представляется более вероятным, что большое количество сухостойных деревьев связано с периодическими изменениями климатических и гидрогеологических условий. Наряду с этим хорошее состояние древостоя и активное возобновление лиственницы на границе своего распространения в верхнем течении р. Майн позволяют сделать вывод о том, что современные климатические условия, сложившиеся в этом районе, благоприятствуют расширению ареала этого вида. На пределе распространения лиственница образует редкостойные насаждения на склонах гор и в долине реки, входит и в состав пойменных лесов, окаймляя их с внешней, удаленной от реки стороны, где имеются высокоствольные достаточно сомкнутые древостои и сухостойные деревья отсутствуют. Редкостойные лиственничники на склонах гор занимают те же высоты, что и заросли стлаников, которые образуют в них кустарниковый ярус. В зависимости от местообитания наземный покров в лиственничных редколесьях слагают сфагновые мхи, лишайники, кустарники и травы.

Ниже приведен список 309 видов сосудистых растений. Цифрами обозначены пункты сбора растений, показанные на рисунке. Гербарий хранится в лаборатории ботаники Института биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР (Магадан). За помощь при определении видов выражаем благодарность А. П. Хохрякову.

Woodsia ilvensis (L.) R. Br.	1
Cystopteris fragilis (L.) Roth	8
Dryopteris fragrans (L.) Schott	1
Equisetum arvense L.	7
E. fluviatile L.	4, 7
E. pratense Ehrh.	2, 7
E. scirpoides Michx.	1
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr	4
Lycopodium annotinum L.	1
Huperzia selago (L.) Bern. ex Schrank et Mart.	1
Selaginella rupestris (L.) Spring	1
Larix gmelinii (Rupr.) Rupr.	4—9
Pinus pumila (Pall.) Regel	1—9
Sparganium hyperboreum Laest.	2, 7
Potamogeton alpinus Balb.	4
P. filiformis Pers.	4
P. perfoliatus L.	7
P. praelongus Wulf.	7
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	1—4
H. odorata (L.) Beauv.	8
Alopecurus aequalis Sobol.	7
A. glaucus Less.	7
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal	2
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	2
Agrostis anadyrensis Socz.	3
A. stolonifera L.	4
Calamagrostis lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	2
C. langsdorffii (Link) Trin.	2—8
C. purpurascens R. Br.	9
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv. subsp. *orientalis* Hult.	3
Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern.	2
Helictotrichon dahuricum (Kom.) Kitag.	1, 2
Trisetum spicatum (L.) K. Richt. subsp. *molle* (Kunth) Hult.	1
T. spicatum (L.) K. Richt. subsp. *spicatum*	1
T. spicatum subsp. *alascanum* (Nash) Hult.	2
Poa alpigena (Blytt) Lindm.	8
P. arctica R. Br.	2
P. glauca Vahl	7
P. botryoides (Trin. ex Griseb.) Kom.	9
P. filiculmis Roshev.	9
P. malacantha Kom.	1
P. ochotensis Trin.	9
P. palustris L.	2
P. paucispicula Scribn. et Merr.	1
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	7
Festuca altaica Trin.	9
F. auriculata Drob.	2
F. brachyphylla Schult. et Schult. f.	1
F. hyperborea Holmen	1
F. lenensis Drob.	4
F. rubra L.	2, 8
Bromus pumpellianus Scribn.	1
Elymus confusus (Roshev.) Tzvel.	2, 9
E. kronokensis (Kom.) Tzvel.	2
E. macrourus (Turcz.) Tzvel.	4
Leymus ajanensis (V. Vassil.) Tzvel.	1
Eriophorum medium Anderss.	1
E. polystachyon L.	2
E. scheuchzeri Hoppe	2
E. vaginatum L.	1—7
Baeothryon cespitosum (L.) A. Dietr.	2
Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult.	4, 7
E. palustris (L.) Roem. et Schult.	7
Kobresia simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz.	1
Carex appendiculata (Trautv. et C. A. Mey.) Kük.	7
C. atrofusca Schkuhr	7
C. chordorrhiza Ehrh.	2
C. cryptocarpa C. A. Mey.	4
C. concolor R. Br.	7
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth	7
C. globularis L.	1—7

Carex lapponica O. Lang	1
C. ledebouriana C. A. Mey. ex Trev.	1
C. lugens H. T. Holm	1—7
C. pallida C. A. Mey.	4
C. pediformis C. A. Mey.	4
C. podocarpa R. Br.	2
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	2
C. rostrata Stokes	2
C. rotundata Wahlenb.	1—7
C. saxatilis L.	1—7
C. sordida Heurck et Muell. Arg.	7
C. tripartita All.	1
C. vesicata Meinsh.	4
Juncus arcticus Willd.	2
J. biglumis L.	7
J. brachyspathus Maxim.	2, 4
J. castaneus Smith	2
Luzula confusa Lindeb.	1
L. multiflora (Retz.) Lej.	1
L. parviflora (Ehrh.) Desv.	1
L. unalaschkensis (Buchenau) Satake	1
Smilacina trifolia (L.) Desf.	7
Veratrum oxysepalum Turcz.	7
Allium schoenoprasum L.	1
A. strictum Schrad.	9
Iris setosa Pall. ex Link	2
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.	1
Populus suaveolens Fisch.	1—7
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts.	1—7
Salix alaxensis Cov.	2
S. arctica Pall.	1
S. bebbiana Sarg.	7—9
S. glauca L.	1—7
S. hastata L.	2
S. krylovii E. Wolf	2
S. myrtilloides L.	1
S. phlebophylla Anderss.	1
S. pseudopentandra (Flod.) Flod.	7
S. pulchra Cham.	1, 2
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	1—7
S. schwerinii E. Wolf	7
S. udensis Trautv. et C. A. Mey.	7
Betula fruticosa Pall.	1
B. divaricata Ledeb.	1—9
B. exilis Sukacz.	7
B. platyphylla Sukacz.	7
Alnus fruticosa Rupr.	1—9
A. hirsuta (Spach) Turcz. ex Rupr.	3—7
Urtica angustifolia Fisch. ex Hornem.	7
Oxyria digyna (L.) Hill	1—4
Rumex acetosa L. subsp. *lapponicus* Hiit.	1
R. aquaticus L.	2
R. arcticus Trautv.	1
R. sibiricus Hult.	2
Polygonum bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky	1
P. convolvolus L.	7
P. humifusum Merk ex C. Koch	2, 7
P. riparium Georgi	9
P. scabrum Moench	7
P. tripterocarpum A. Gray	1
P. viviparum L.	1
Chenopodium album L.	7
C. prostratum Bunge	2
Corispermum crassifolium Turcz.	4, 8
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.	1
Stellaria ciliatosepala Trautv.	2
S. crassifolia Ehrh.	2
S. fischerana Ser.	4
S. media (L.) Vill.	7
S. palustris Retz.	7
S. umbellata Turcz. ex Kar. et Kir.	2
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht.	1
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.	1
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	1
M. biflora (L.) Schinz et Thell.	2
M. rubella (Wahlenb.) Hiern.	2
Arenaria capillaris Poir.	1
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	7
Wilhelmsia physodes (Ser.) McNeill	7
Silene stenophylla Ledeb.	1
Gastrolychnis involucrata (Cham. et Schlecht.) A. et D. Löve	2
G. apetala (L.) Tolm. et Kozh.	1
Dianthus repens Willd.	1, 9
Caltha arctica R. Br.	7
C. natans Pall. ex Georgi	4
Aconitum delphinifolium DC.	1, 2
Anemone sibirica L.	1
Pulsatilla davurica (Fisch. ex DC.) Spreng.	1
P. multifida (G. Pritz.) Juz.	1
Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch	2, 7
Ranunculus gmelinii DC.	2
R. lapponicus L.	1
R. repens L.	2
R. reptans L.	7
R. turneri Greene	1—8
Thalictrum alpinum L.	1
T. sparsiflorum Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey.	2
Papaver paucistaminum Tolm. et Petrovsky	2
Dicentra peregrina (J. Rudolph) Makino	2
Raphanus raphanistrum L.	7
Sinapis arvensis L.	7
Descurainia sophioides (Fisch. ex Hock.) O. E. Schulz	2
Ermania parryoides (Cham.) Botsch.	1
Erysimum boreale C. A. Mey.	1, 7
E. cheiranthoides L.	8
E. pallasii (Pursh) Fern.	1
Barbarea orthoceras Ledeb.	2
Rorippa barbareifolia (DC.) Kitag.	2
R. palustris (L.) Bess.	7
Cardamine nymanii Gand.	1—7
Cardaminopsis petraea (L.) Hiit.	2, 7, 9
Neslia paniculata Desv.	9
Draba cinerea Adams	9
D. lonchocarpa Rydb. subsp. *kamtschatica* (Ledeb.) Calder et Taylor	1
D. nivalis Liljebl.	1
Rhodiola rosea L.	1, 2, 9
Sedum aizoon L. subsp. *kamtschaticum* (Fisch.) Hult.	1
S. cyaneum J. Rudolph	1
S. telephium L.	1, 8
Saxifraga anadyrensis Losinsk.	2
S. foliolosa R. Br.	1
S. funstonii (Small) Fedde	5, 9
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	2
S. hirculus L.	2
S. nelsoniana D. Don	1
S. nivalis L.	9
S. omolojensis Khokhr.	2
S. punctata L.	5
Chrysosplenium tetrandrum (Lund) Th. Fries	7
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht.	2
P. palustris L.	1
Ribes dikuscha Fisch. ex Turcz.	9
R. triste Pall.	1—9
Spiraea salicifolia L.	7

S. stevenii (Schneid.) Rydb.	9
Aruncus kamtschaticus (Maxim.) Rydb.	1
Sorbus anadyrensis Kom.	1, 2, 4
Rubus arcticus L.	1—9
R. chamaemorus L.	1
R. sachalinensis Lévl.	8
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz	1
Comarum palustre L.	1
Potentilla anadyrensis Juz.	5, 9
P. arenosa (Turcz.) Juz.	1
P. nivea L.	1
P. stipularis L.	1
Dryas punctata Juz.	1
Sanguisorba officinalis L.	1, 7
Rosa acicularis Lindl.	7
Astragalus alpinus L.	2
A. schelichovii Turcz.	2
Oxytropis evenorum Jurtz. et Khokhr.	1
O. sublongipes Jurtz.	2, 4
O. czukotica Jurtz.	1
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell.	9
Vicia macrantha Jurtz.	4, 7
Callitriche verna L.	2
Viola epipsiloides A. et D. Löve	7
Chamerion angustifolium (L.) Holub	7
C. latifolium (L.) Holub	1, 7
Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem.	1
E. palustre L.	7
Hippuris vulgaris L.	7
Bupleurum triradiatum Adams ex Hoffm.	1
Cicuta virosa L.	4
Tilingia ajanensis Regel et Til.	2
Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey.) Ledeb.	1
Pyrola incarnata (DC.) Freyn	1
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.	2
Empetrum nigrum L.	1—9
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	2
Rhododendron aureum Georgi	1
R. camtschaticum Pall.	1
R. parvifolium Adams	1
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.	2
Cassiope tetragona (L.) D. Don	1
Andromeda polifolia L.	1, 2, 7
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench	1, 2, 7
Arctous alpina (L.) Niedenzu	1
Vaccinium uliginosum L.	1
V. vitis-idaea L.	1
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.	1
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai	1
Androsace bungeana Schischk. et Bobr.	1
A. filiformis Retz.	7

A. septentrionalis L.	2
Trientalis europaea L.	1
Gentiana auriculata Pall.	1
G. barbata Froel.	4
G. glauca Pall.	1
Lomatogonium rotatum (L.) Fries ex Fern.	4
Menyanthes trifoliata L.	1
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	7
Mertensia kamczatica (Turcz.) DC.	1
Dracocephalum palmatum Steph.	1
Thymus serpyllum L. s. l.	4, 5, 9
Veronica incana L.	9
Lagotis glauca Gaertn.	1
Castilleja rubra (Drob.) Rebr.	7
Limosella aquatica L.	2, 4
Pedicularis adamsii Hult.	1
P. amoena Adams ex Stev.	2
P. capitata Adams	2
P. labradorica Wirsing	2
P. lapponica L.	2, 4
P. sudetica Willd.	1, 2
P. verticillata L.	1, 2
P. venusta (Bunge) Bunge	2
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.	1
Utricularia vulgaris L.	4, 7
Galium boreale L.	7
G. trifidum L.	4
G. verum L. s. l.	9
Lonicera edulis Turcz. ex Freyn	2, 7
Valeriana capitata Pall. ex Link	1
Aster sibiricus L.	2, 8
Erigeron politus Fries	8
Achillea camtschatica Rupr. ex Heimerl	2
Tanacetum boreale Fisch. ex DC.	2
Artemisia arctica Less.	1, 2
A. borealis Pall.	2
A. furcata Bieb.	2
A. glomerata Ledeb.	1
A. kruhsiana Bess.	1
A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke	8
A. tilesii Ledeb.	4
Nardosmia frigida (L.) Hook.	6
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin	1
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	1
S. congestus (R. Br.) DC.	8
S. resedifolius Less.	1
S. tundricola Tolm.	1
Saussurea pseudoangustifolia Lipsch.	1
S. tilesii (Ledeb.) Ledeb.	1—3
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	1
C. nana Richards.	2
Mulgedium sibiricum (L.) Less.	2
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC.	7
Taraxacum sp.	1

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. Оленьи пастбища Анадырского края. — Тр. Аркт. ин-та, 1936, т. 62, с. 5—104. — *Васильев В. Н.* Растительность Анадырского края. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 216 с. — *Кожевников Ю. П.* Вниз по Майну и Анадырю от с. Ваеги до с. Усть-Белая. — Бот. журн., 1977, т. 61, № 4, с. 597—610. — *Кожевников Ю. П.* Соотношение видов сосудистых растений северной тайги и лесотундры в средней части бассейна р. Анадырь. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 3, с. 361—367. — *Кожевников Ю. П.* Сравнительный анализ флоры и растительности профилей пос. Марково—Русские горы и пос. Ваеги—Алганский кряж. — В кн.: Биология растений и флора Севера Дальнего Востока. Владивосток, 1981, с. 48—64. — *Овсянников В. Ф.* Поездка в долину р. Анадырь летом 1929 г. — Зап. Владивосток.

огд. РГО, 1930, т. 5, вып. 22, с. 14—52. — *Тюлина Л. Н.* О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношении с тундрой. — Тр. Аркт. ин-та, 1936, т. 40, с. 7—204.

Магаданский зональный НИИ сельского хозяйства
Северо-Востока СО ВАСХНИЛ,
Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 15 VII 1982.

УДК 576.314 : 581.331.2 : (582.547.2+582.547.1) : 537.533.35

Бот. журн., т. 69, № 12

Л. А. Куприянова, В. Ф. Тарасевич

УЛЬТРАСТРУКТУРА ПОВЕРХНОСТИ ОБОЛОЧКИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН НЕКОТОРЫХ РОДОВ СЕМЕЙСТВА *LEMNACEAE* И СБЛИЖАЕМЫХ С НИМИ РОДОВ СЕМЕЙСТВА *ARACEAE*

L. A. KUPRIYANOVA, V. F. TARASEVICH. THE ULTRASTRUCTURE OF THE SURFACE OF POLLEN GRAIN WALL IN SOME GENERA OF THE FAMILY *LEMNACEAE* AND THE RELATED GENERA OF THE FAMILY *ARACEAE*

Описаны пыльцевые зерна представителей сем. *Lemnaceae* (*Lemna trisulca*, *L. gibba*, *Spirodela polyrhiza*), выявлено ультратонкое строение скульптуры их экзины. Установлены связи по палинологическим данным с родами сем. *Araceae* (*Arisaema*, *Gonatanthus*, *Remusatia*). Не подтвердилось мнение исследователей о роде *Pistia* как связующем звене между семействами *Lemnaceae* и *Araceae*. Выяснилось, что наиболее близким по строению пыльцевых зерен из сем. *Araceae* является род *Arisaema*, а не *Pistia*.

Сведения о строении пыльцевых зерен сем. *Lemnaceae* пока еще незначительны главным образом из-за мелких размеров зерен, детали строения которых с трудом различимы под световым микроскопом (СМ), в связи с чем особенно интересно было исследовать их с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ).

Рясковые — самые мелкие из всех покрытосеменных растений, претерпевшие чрезвычайно существенные изменения в своем морфологическом строении (у некоторых утеря корней, преобразование стебля, листьев, соцветия). При этом они сохранили неизменными целый ряд мельчайших структурных особенностей пыльцевых зерен: шипы на поверхности оболочки, крохотные бугорки между ними, крупную пору и некоторые другие. Консервативность признаков пыльцы была давно замечена ботаниками, но у рясковых она особенно отчетливо видна.

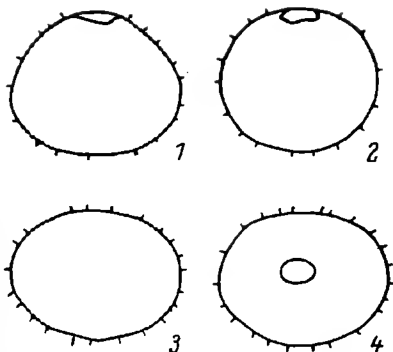
Рясковые — свободно плавающие по поверхности воды или погруженные в воду травянистые растения. Цветение и опыление их происходят в воздушной среде. Семейство это немногочисленно, представлено большим числом видов в южных флорах и меньшим — в бореальных; они встречаются повсеместно в пресноводных водоемах, кроме полярных областей. Обычно эти растения размножаются вегетативно, и считается большой удачей находка их цветущих экземпляров. Случаи их цветения специально регистрируются.

В 1982 г. три цветущих вида рясковых К. В. Печенюк обнаружила в небольших озерках Хоперского государственного заповедника и передала Л. А. Куприяновой для изучения пыльцевых зерен. При использовании СЭМ была исследована пыльца только двух видов, относящихся к двум разным родам, — *Lemna trisulca* и *Spirodela polyrhiza*; собранную там же *Lemna gibba* из-за малого количества пыльцы удалось исследовать только с СМ.

Сем. *Lemnaceae* разделяется на 2 подсемейства: *Lemnoideae* и *Wolffioideae*. Оба изученных по пыльце рода — *Lemna* L. и *Spirodela* Schleid. — относятся к подсем. *Lemnoideae*; пыльца другого подсемейства исследовалась только с СМ и была ранее описана у *Wolffia arrhiza* (Gupta, 1935), *Wolffiella lingulata* (Mason, 1938) и *W. oblonga* (Giardelli, 1935). Из этих описаний можно заключить, что пыльца представителей подсем. *Wolffioideae* относится к тому же самому морфологическому типу, что и пыльца подсем. *Lemnoideae*, только, по-видимому,

Рис. 1. Пыльцевые зерна *Lemna trisulca* в различных положениях.

1, *2* — пыльцевые зерна с латеральной стороны: *3* — с проксимальной стороны; *4* — с дистальной стороны.



она немного меньшего размера. Надо отметить, что пыльцевые зерна не только видов и родов, но даже и подсемейств рясковых различаются между собой очень незначительно. Несмотря на небольшой размер пыльцевых зерен, экзина и интина их хорошо видны при изучении с СМ, всегда заметна и шиповатая скульптура (рис. 4, *11*, *12* — см. вклейку). Экзина тонкая, около 1.0 мкм, немного толще интины. Пыльцевые зерна имеют слабо выраженную билатеральную симметрию (рис. 1, *1*—*4*); они несколько сжаты с двух сторон по экватору, что придает зернам при рассмотрении их с полюса эллиптическое очертание, а с экватора — плоско-выпуклое или почти округлое, проксимальная сторона зерен слегка уплощенная. Пора дистально-полярная, небольшая, около 2.0—2.5 мкм, более или менее округлая, с тонкими неровными краями (рис. 3, *3* — см. вклейку). Сканирующее микрографирование позволило рассмотреть форму шипов, их широкие основания, некоторую притупленность верхушек, а также разнобугорчатую скульптуру между шипами. На поверхности экзины *Spirodela polyrhiza* при изучении с помощью СЭМ видны мелкие, неравномерно разбросанные шаровидные орбикулы (рис. 3, *4*; см. таблицу). Орбикулы у *Lemna trisulca* не были обнаружены. Наличие орбикул, возможно, указывало бы на то, что тапетум рясковых секреторного типа, тогда как тапетум ароидных, как известно, периплазмодиальный. Однако в работе S. C. Maheshwari и P. P. Khanna (1956) в числе общих для *Lemnaceae* и *Araceae* признаков указывается настоящий периплазмодиальный тапетум.

Среди пыльцевых зерен у обоих семейств мы отмечали рафиды.

Отчетливо выраженная скульптура пыльцевых зерен рясковых свидетельствует о приспособлении их к опылению насекомыми. Можно предположить, что и предки рясковых были также насекомоопыляемыми растениями. Этого взгляда придерживаются и некоторые ботаники. С. И. Ростовцев (1905), проведший специальные наблюдения за опылением цветущих рясок средней полосы европейской части СССР, считал, что ряски опыляются только ветром. Может быть, ветроопыление и преобладает у рясок, растущих в умеренной зоне, где они цветут крайне редко и, возможно, уже утеряли своих опылителей. Кроме того, для рясковых указывалось и самоопыление (Engler, 1889; Schultz, 1962). И. Е. Иванова (1970), специально занимавшаяся опылением рясковых, считает, что в начале цветения они ведут себя как насекомоопыляемые, затем как ветроопыляемые, и если перекрестного опыления не произошло, то — как самоопыляемые растения.

Родственные связи рясковых интересовали многих ботаников. Большинство исследователей в наше время приходят к мнению о родстве рясковых с тропическим растением, плавающим на воде, бесстебельным ароидным *Pistia* L. Это предположение было высказано еще в прошлом веке A. Engler (1889). Оно поддерживается и в наши дни. Мы находим его в учебнике у М. И. Голенкина (1937), в работе А. Л. Тахтаджяна (1966), в монографии о рясковых (Daubs, 1965) и др. Существуют и иные предположения.

Эмбриологи Maheshwari и Khanna (1956), изучавшие *Arisaema*, также указывают на родство представителей *Lemnaceae* и *Araceae*. Эмбриолог A. Lawalrée (1945) связывает представителей *Lemnaceae* и *Helobiae* (*Najadaceae*). Палинологи по вопросу о родственных связях рясковых высказывались довольно неопределенно. G. Erdtman (1952) писал, что пыльцевые зерна рода *Lemna* имеют некоторые общие черты с типами пыльцы сем. *Araceae*, что касается сем. *Najadaceae*, то сходство их с *Lemnaceae* в этом плане, по-видимому, меньше. Палинолог G. Thanikaimoni (1969), написавший обзор о пыльце сем. *Araceae*, исследованной на световом уровне, в который включил и описание пыльцы *Lemna*,

Признаки пыльцевых зерен видов сем. *Lemnaceae* и некоторых видов сем. *Araceae*

Семейство, вид	Форма пыльцевых зерен	Размер, мкм	Длина шипов или высота ребер, мкм	Расстояние между шипами, мкм	Деформация, %	Данные СЭМ	Исследованные образцы
Lemnaceae							
Lemna gibba L.	Почти шаровидная, измятая	(20.0) 21.6—22.1	1.7—2.0	(2.0) 2.5—3.5 (5.1)	80		Хоперский государственный заповедник, 1982, Е. В. Печенюк; Астраханская обл., дельта Волги, 1965, № 112, Н. Н. Цвелев, Т. Колесникова
L. minor L.	Шаровидная, уплощенная с проксимальной стороны	(15.4) 21.6—25.2	1.7—2.5	(1.7) 2.5—5.1 (6.8)	25		
L. trisulca L.	Почти шаровидная, уплощенная с проксимальной стороны, эллиптическая	(19.3) 21.0—25.2	(0.8) 1.7—2.5 (2.8)	2.0—5.1	35	Шипы конические, прямые, верхушки притупленные, основания расширенные до 1.0 мкм дл., бугорки между шипами плосковатые, 0.3—0.5 мкм в наибольшем диаметре	Хоперский государственный заповедник, 1982, Е. В. Печенюк
Spirodela polyrhiza (L.) Schleid.	Почти шаровидная, пыльцевые зерна почти все измятые	(10.0) 17.0—18.0 (20.0)	2.0—5.1	2.0—2.5	90	Шипы продолговато-конические, изогнутые, верхушки островатые, 1.5—2.0 мкм дл., к основанию расширенные и внезапно сжатые, бугорки между шипами разного размера, плоские. Шаровидные орбикулы 0.4—0.7 мкм в диам.	То же
Wolffia arrhiza (L.) Horkel ex Wimm.		16.0					B. Gupta (1935)
Wolffiella oblonga (Phil.) Hegelm.		11.0—15.0					M. Giardelli (1935)
W. lingulata (Hegelm.) Hegelm.		20.0—23.0					H. L. Mason (1938)
Araceae							
Gonatanthus sarmentosus Klotzsch	Шаровидная	37.2—45.4	3.5—5.0	(2.8) 3.5—5.8	37	Шипы диморфные, конические, равномерно рассеянные, крупные — длинные, чаще прямые, реже с загнутыми верхушками, мелкие — притупленные, густо расположенные	Cult. in hort. bot. Petropolitano, 1834

Семейство, вид	Форма пыльцевых зерен	Размер, мкм	Длина шипов или высота ребер, мкм	Расстояние между шипами, мкм	Деформация, %	Данные СЭМ	Исследованные образцы
Remusatia vivipara (Lodd.) Schott	Шаровидная	39.2—40.8	4.5—5.3	1.2—8.0 (11.0)	12	Шипы диморфные, конические, равномерно рассеянные; крупные — с тонко оттянутым концом, расширенные в основании, мелкие — притупленные, чередующиеся с мелкими бугорками	Herb. Ledebour, 1824
Arisaema franchetianum Engl.	»	15.8—24.5	0.8—1.1	1.7—3.0	15	Шипы мономорфные, равномерно расположенные, с широким подушечковидным основанием, с оттянутым и притупленным концом, бугорки между шипами разного размера, разной формы, пологие	Оранжерея БИН, 1983, В. Ф. Тарасевич (получено из ФРГ, 1965)
Pistia stratiotes L.	Эллипсоидальная	Полярная ось (14.0) 16.2—19.1, большой экваториальный диаметр 30.1—40.2, малый экваториальный диаметр 17.7—21.7	4.0		57	Ребра высокие, с хорошо выраженными гребнями	Оранжерея БИН, 1982, В. Ф. Тарасевич (получено от любителя)

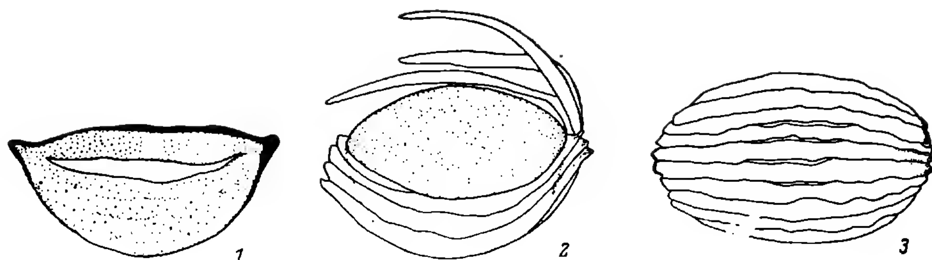


Рис. 2. Пыльцевые зерна *Pistia stratiotes*, обработанные различными способами.

1 — дистально 1-бороздное пыльцевое зерно с латеральной стороны без верхнего слоя, обработанное ацетолизным методом; *2* — дистально 1-бороздное пыльцевое зерно с отрывающимся верхним слоем, обработанное спиртом; *3* — пыльцевое зерно с полюса с ненарушенным верхним слоем экзины, обработка та же.

пришел к выводу, что пыльца рода *Pistia* не имеет ничего общего с пыльцой рода *Lemna*. Сходство пыльцевых зерен представителей *Najadaceae* и *Lemnaceae* также не подтверждается. Особенно это стало ясным после опубликования статьи, посвященной изучению пыльцевых зерен *Najas major* L. с помощью СЭМ (Болховских, 1983). Автор выяснила, что пыльцевые зерна *N. major* имеют широкую длинную борозду и сетчатую скульптуру экзины. По структуре эти пыльцевые зерна приближаются к зернам представителей сем. *Potamogetonaceae*.

Некоторые эмбриологи, в том числе Maheshwari (1959), считали род *Spirodela* связующим звеном между *Lemnaceae* и *Araceae*. Исследование пыльцевых зерен рода *Spirodela* показало, что у них нет каких-либо морфологических особенностей, сближающих их больше, чем другие роды рясковых, с пыльцевыми зернами родов сем. *Araceae*. Строение шипов и хорошо заметная пора подтверждают этот вывод.

Далее остановимся на описании строения пыльцевых зерен *Pistia stratiotes* L., имеющих исключительное своеобразие, которое было выявлено благодаря применению различных способов обработки, окрашиванию и сопоставлению данных световой и сканирующей микроскопии.

Даже при самом поверхностном знакомстве с пыльцевыми зернами *P. stratiotes* видно резкое их отличие от пыльцевых зерен представителей сем. *Lemnaceae*; зерна этого вида обычно 1-бороздные (редко 2-бороздные) с отчетливой ребристой скульптурой (рис. 2, *3*; 4, *1*, *2*, *5*). Число ребер колеблется от 20 до 25. Интересной особенностью пыльцевых зерен *P. stratiotes* является свойство верхнего ребристого слоя растрескиваться вдоль ребер и полностью сползать при нагревании в спирте (рис. 2, *2*). После ацетолизной обработки ребристый слой растворяется и тогда хорошо виден внутренний слой экзины, на котором отчетливо выступает длинная латеральная борозда (рис. 4, *3*, *4*). Экзина внутреннего слоя на концах пыльцевого зерна образует клювовидные утолщения (рис. 2, *1*). Верхний ребристый слой не окрашивается основным фуксином, а лежащий под ним внутренний слой слегка розовеет. Только после ацетолизной обработки внутренняя экзина окрашивается основным фуксином в интенсивно красный цвет.

Сползание верхнего слоя в некоторой степени напоминает поведение периспория спор папоротникообразных, который также отделяется и сползает после ацетолиза, но при этом никогда не растворяется.

Ребристая скульптура встречается в следующих подсемействах сем. *Araceae*: *Monsteroideae* (*Spathiphyllum* Schott и *Holochlamys* Engl.), *Lasioideae* (Amorphophallus Blume), *Aroideae* (*Arisarum* Mill. и *Ambrosina* Bassi) (*Thanikaimoni*, 1969).

Необходимо отметить, что пыльцевые зерна рода *Spathiphyllum*, которые очень похожи на пыльцу рода *Pistia*, не теряют верхнего ребристого слоя при ацетолизной обработке, к тому же они интенсивно окрашиваются основным фуксином как до обработки, так и после нее.

Пыльцевые зерна, похожие на зерна рясковых, т. е. с шиповатой скульптурой, встречаются в разных подсемействах *Araceae*. Это пыльца родов *Arisaema*

(рис. 4, *9*, *10*), *Remusatia* Schott, *Gonatanthus* Klotzsch (рис. 4, *6—8*), *Hapaline* Schott, *Xenophyta* Schott, *Colletogyne* S. Bushet, *Carlephyton* Jum. и многих других, но все они отличаются от пыльцевых зерен *Lemnaceae* отсутствием отчетливой поры. Из всех указанных родов род *Arisaema* нам представляется наиболее близким к рясковым по скульптуре поверхности экзины. Так же как и у пыльцевых зерен сем. *Lemnaceae*, пыльцевые зерна рода *Arisaema* имеют шипы и сглаженную бугорчатость между ними.

Интересно также нахождение сходных типов пыльцевых зерен у представителей сем. *Lemnaceae* и у некоторых видов сем. *Arecaceae* (*Louvelia madagascariensis* Jum. et Perr., *Ravenea amara* Jum., *R. madagascariensis* Becc., *R. robustior* Jum. et Perr., *R. hildebrantii* Wendl. ex Bouchne). По-видимому, эти семейства близки. Близость семейств *Araceae*, *Lemnaceae* и *Arecaceae* показана также во многих филогенетических системах.

Из вышесказанного можно сделать следующие выводы.

1. Сложный скульптурный и ультраскульптурный орнамент оболочки пыльцевых зерен представителей сем. *Lemnaceae* свидетельствует об опылении их насекомыми.

2. Палинологические данные не подтверждают мнения исследователей о роде *Pistia* как о связующем звене между семействами *Lemnaceae* и *Araceae*, так как пыльцевые зерна рода *Pistia* по структуре экзины резко отличаются от пыльцевых зерен представителей сем. *Lemnaceae*.

3. Исследование пыльцы видов семейств *Lemnaceae* и *Araceae* показало, что в обоих семействах встречаются сходные типы пыльцевых зерен. Несмотря на то что среди исследованных пыльцевых зерен сем. *Araceae* не найдено 1-поровых зерен, у пыльцы ряда родов этого семейства имеются утонченные участки экзины, которые могут рассматриваться как поровые апертуры.

4. Как выяснилось, наиболее близким к рясковым по строению пыльценых зерен является род *Arisaema* из сем. *Araceae*.

5. Кроме представителей сем. *Araceae*, 1-поровые пыльцевые зерна с шиповатой скульптурой, сходные с зернами видов сем. *Lemnaceae*, имеются, как известно, у нескольких видов пальм.

6. Сходные типы пыльцевых зерен встречаются в семействах *Lemnaceae*, *Araceae* и у некоторых групп *Arecaceae*; близость указанных семейств показана также во многих филогенетических системах (Голенкин, 1937; Cronquist, 1965; Тахтаджян, 1966, и др.).

ЛИТЕРАТУРА

Болховских З. В. К морфологии пыльцы *Najas major* (*Najadaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 4, с. 448—452. — *Голенкин М. И.* Курс высших растений. М.; Л.: Биомедгиз, 1937. 598 с. — *Иванова И. Е.* Некоторые особенности цветения и опыления рясок (*Lemnaceae* S. F. Gray). — Бот. журн., 1970, т. 55, № 5, с. 649—659. — *Куприянова Л. А.* Сем. *Lemnaceae*. — В кн.: *Бобров А. Е., Куприянова Л. А., Литвинцева М. В., Тарасевич В. Ф.* Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983, с. 127. — *Ростовцев С. И.* Биолого-морфологический очерк рясок. М.: 1905. 108 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Филина Н. И.* О развитии спородермы *Zostera marina* (*Zosteraceae*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 3, с. 351—354. — *Beug H.-J.* Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete, Lief. 1. Jena, 1963. 63 S. — *Cronquist A.* The status of the general system of classification of flowering plants. — An. Mis. Bot. Gard., 1965, t. 52, p. 281—303. — *Daubs E. N.* A monograph of *Lemnaceae*. Urbana (Illinois biological monographs, 34), 1965. 118 p. — *Engler A.* *Lemnaceae*. — In: *Engler A. Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1889, Bd 2, Abt. 3, S. 154—165. — *Engler A.* Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd 2, Berlin—Nikolassee, 1964. 666 S. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p. — *Giardelli M. L.* Las flores de *Wolffiella* oblonga. — Rev. Argent. Agron., 1935, N 2, p. 17—20. — *Gupta B. L.* Studies in the development of the pollen grains and embryosac of *Wolffia arrhiza*. — Curr. Sci., 1935, vol. 4, p. 104—105. — *Lawalrée A.* La position systématique des *Lemnaceae* et leur classification. — Bul. Soc. Bot. Belg., 1945, t. 77 (27), fasc. 1 et 2, p. 27—38. — *Maheshwari S. C.* The endosperm and embryo of *Lemna* and systematic position of the *Lemnaceae*. — Phytomorphology, 1956, vol. 6, N 1, p. 51—55. — *Maheshwari S. C.* *Spirodela polyrhiza*: the link between the aroids and duckweeds. — Nature, 1958, vol. 181, N 4625, p. 1745—1746. — *Maheshwari S. C.* Systematic position of the family *Lemnaceae*. — In: Recent advances in botany, 1959, vol. 1. Congress Montreal, Toronto, p. 689—694. — *Maheshwari S. C., Khanna P. P.* The embryology of *Arisaema wallichianum* Hook. f. and systematic position of the *Araceae*. — Phytomorphology, 1956, vol. 6, N 3—4, p. 379—388. — *Mason H. L.* The flowering of *Wolffiella lingulata* (He-

gelm.) Hegelm. — Madroño, 1938, vol. 4, N 8, p. 241—251. — *Thanikaimoni G.* Esquisse palynologique des Aracées. — Inst. Franc. Pondichéry, Trav. Sect. Techn., 1969, t. 5, fasc. 5, 31 p.— *Thanikaimoni G.* Les Palmiers: palynologie et systématique. Montpellier, 1971. 286 p. —*Schultz Br.* Wasserlinsen. 1962.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 6 XII 1983.

УДК 581.4 : 581.47 : 582.522.1

Бот. журн., т. 69, № 12

А. П. Белавская

К МОРФОЛОГИИ ПЛОДОВ РОДА *SPARGANIUM* (*TYPHACEAE*) ФЛОРЫ СССР

A. P. BELAVSKAJA. A CONTRIBUTION TO THE MORPHOLOGY OF FRUITS OF THE GENUS *SPARGANIUM* (*TYPHACEAE*) IN THE FLORA OF THE USSR

Дается качественная и количественная характеристика плодов видов рода *Sparganium*. Выявлено значение отдельных признаков для систематики и экологии видов.

По современной системе, *Sparganiaceae* входят в сем. *Typhaceae* в качестве подсемейства («Жизнь растений», 1982). Однако по характеру соцветия, плода и соплодия они более сходны с сем. *Pandanaceae*, с которым несомненно имеют родство, а по мнению А. П. Хохрякова (1975), от него и произошли. Плоды обеих групп — сухие костянки; у ежеголовников они собраны в головки, весьма напоминающие ананасовидное соплодие панданусов. О родстве этих групп свидетельствует и тот факт, что в сем. *Pandanaceae*, включающем древесные формы, встречаются и прибрежно-водные травы, например *Pandanus peyrierasi* («Жизнь растений», 1982). Эти формы являются как бы связующим звеном между семействами *Pandanaceae* и *Sparganiaceae*, которое представлено прибрежно-водными травянистыми растениями.

В Советском Союзе, согласно флористической сводке С. К. Черепанова (1981), насчитывается 17 видов рода *Sparganium*, из которых один вид — *S. glehnii* Meinsh. — считается сомнительным, а 4 — гибридными. Остальные 12 видов делятся по географическому распространению на 3 группы: голарктические — *S. emersum* Rehm., *S. hyperboreum* Laest. и *S. minimum* Wallr.; палеарктические — *S. angustifolium* Michx., *S. gramineum* Georgi, *S. glomeratum* Laest., *S. erectum* L., *S. microcarpum* (Neum.) Raunk. (Европа) и *S. neglectum* Beeby (Европа и Северная Африка); азиатские — *S. japonicum* Rothert (Дальний Восток), *S. stenophyllum* Maxim. ex. Meinch. (юго-западная Азия и Дальний Восток) и *S. stoloniferum* (Graebn.) Buch.-Ham. ex Juz. (Азия) (Юзепчук, 1934).

Систематика видов рода *Sparganium* осложняется их легкой гибридизацией, а для ряда видов — их способностью давать в водоемах вегетативные формы. Некоторые таксоны, например *S. neglectum* и *S. microcarpum*, принимаемые одними авторами за виды (Черепанов, 1981), рассматриваются другими как подвиды (Алексеев, 1979). В распознавании видов ежеголовников известную помощь могут оказать карпологические данные, которые во «Флоре СССР» (Юзепчук, 1934) представлены довольно скудно и отрывочно. Учитывая вышесказанное, мы провели сравнительно-карпологическое исследование 10 видов рода *Sparganium* флоры СССР.[1] В нашу задачу входило дать качественную и количественную характеристику плодов (табл. 1 и 2), а также попытаться рассмотреть эти данные в эколого-эволюционном аспекте.

Материал собран во время экспедиционных поездок, а также взят из коллекций Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Института биологии внутренних вод АН СССР и Московского государственного университета.

При этом мы старались использовать только вполне достоверно определенный материал (сборы Н. Н. Цвелева, Ю. Е. Алексеева и др.). Плоды ежеголов-

---

[1] Из-за отсутствия материала не исследовались *S. japonicum* и *S. stenophyllum*.

ников мы наклеивали на лейкопластырь, закрепленный в чашках Петри, заливали размягчающей смесью, а затем описывали, промеряли, зарисовывали с помощью бинокулярной лупы. Некоторые плоды разрезали для зарисовки поперечного сечения. Рисунки всех плодов выполнены в масштабе 1 : 10. Для измерений брали по 20 плодов, а если их было меньше, то измеряли все имеющиеся в наличии. На основе этих данных вычисляли средние значения для образца и вида. Полученные результаты позволили провести сравнительно-карпологический анализ исследованных видов рода *Sparganium*.

Как указывалось выше, плод рода *Sparganium* представляет собой сухую костянку. Околоплодник состоит из трех слоев: скорлуповидного плотного экзокарпия, рыхлого мезокарпия и очень твердого роговидного эндокарпия (Зубкова, Шабес, 1983). Форма плода ежеголовников может быть от обратно-пирамидальной и обратно-конусовидной до веретеновидной и яйцевидной. Размеры плода: длина от 10.1 до 3.6, ширина — от 4.4 до 1.0 мм. Плоды могут быть сидячие или на более или менее длинной ножке.

Род *Sparganium* разделяется на два подрода в основном по признакам листочков околоцветника. Подрод *Sparganium* характеризуется плотными темноокрашенными листочками околоцветника, а подрод *Xanthosparganium* — пленчатыми, прозрачными или бледноокрашенными (Алексеев, 1979). Однако при просмотре большого числа образцов мы обнаружили, что этот признак весьма относителен. Так, у *S. erectum* мы нашли наряду с плотными темноокрашенными листочками околоцветника довольно светлые, почти прозрачные. У *S. japonicum* и *S. stenophyllum* из подрода *Sparganium* листочки околоцветника светлые и почти прозрачные. Н. Н. Цвелев (1984), разделив род *Sparganium* на три секции, перенес два последних вида в sect. *Natantia*, включающую в основном те виды, которые ранее объединял подрод *Xanthosparganium*.

Таким же весьма относительным признаком для различения подродов следует признать и наличие или отсутствие ножки плода. Так, у *S. microcarpum*, входящего в подрод *Sparganium*, наряду с сидячими плодами зачастую встречаются плоды и на короткой ножке (до 50% в наших образцах). В то же время у *S. minimum* и *S. japonicum* наряду с плодами на ножках встречаются нередко и сидячие плоды.

Форма плода у разных видов сильно варьирует; у большинства представителей подрода *Xanthosparganium* намечается явная тенденция к веретеновидной форме — плоду типа поплавок (рис. 1). П. И. Дорофеев (1979) подметил также четкое различие этих подродов по косточкам (эндокарпиям): у представителей подрода *Sparganium* косточки крупные или средние, толстостенные, ребристые, иногда двух- или даже трехгнездные; у подрода *Xanthosparganium* косточки средней величины или мелкие, яйцевидные или веретеновидные, иногда с валиками, но всегда без ребер и одногнездные.

Отдельные виды в пределах подродов различаются по признакам плодов в разной степени (рис. 1) — одни имеют довольно четкую карпологическую характеристику, у других же из-за вариабельности плодов такая четкость отсутствует.

Подрод *Sparganium*. В данном подроде особняком стоит *S. erectum*, хорошо отличающийся от других видов крупными головками (до 1.5 см и более в диаметре) с плотно упакованными плодами. Плоды имеют характерную обратно-пирамидальную форму с куполообразным верхом, напоминая в целом парашют.

S. stoloniferum по форме плода ближе всего к *S. erectum*. Различия их плодов видны только на продольном разрезе — у *S. erectum* эндокарпий расположен в верхней части плода, а у *S. stoloniferum*, как и у всех прочих видов, до верха не доходит (рис. 2).

Ввиду большой вариабельности формы плоды *S. stoloniferum* иногда очень похожи и на плоды *S. microcarpum*, но зато отношение длины к ширине плодов этих видов заметно различается (у *S. stoloniferum* — 2.2, а у *S. microcarpum* — 3.1).

S. neglectum выделяется своей туповеретеновидной, иногда яйцевидной формой плода, большей частью не имеющей перетяжки. Однако в целом у этого вида форма плода столь сильно варьирует, что не может считаться видовым

ТАБЛИЦА 1

Качественная характеристика плодов видов рода *Sparganium*

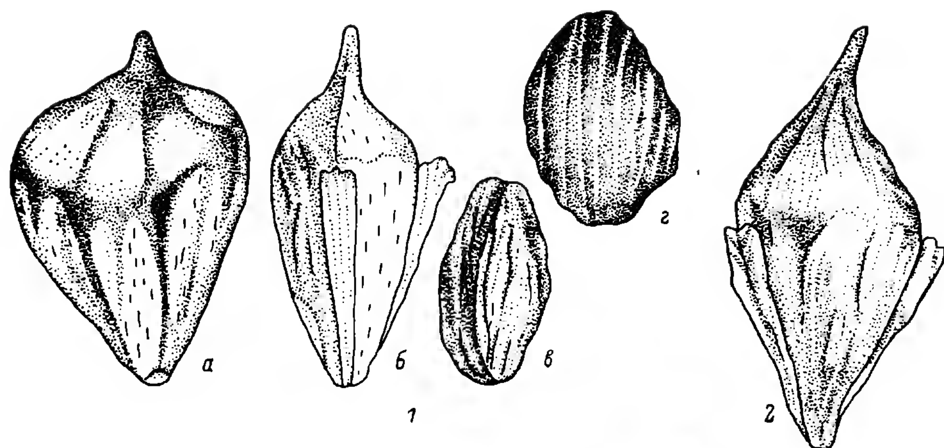
Вид	Листочки околоцветника	Плод				
		форма	столбик	ножка	поверхность	окраска
Подрод *Sparganium*						
Sparganium erectum	Темно-коричневые, плотные, с черными прожилками; иногда светло-коричневые, почти прозрачные; линейные, кверху лопатовидные	Верхняя часть куполообразная, в плане многоугольная; нижняя — обратнопирамидальная, с неравными, иногда смытыми гранями	Средней длины (~$^1/_5$ от длины плода)	Отсутствует	Слегка морщинистая, кожистоскорлуповидная, глянцевая, местами пузырчатая	От желтовато-бурой до зеленовато-бурой с красноватыми штрихами и точками
S. neglectum	То же	Туповеретеновидная или яйцевидная	Длинный ($^1/_3$—$^1/_2$ от длины плода)	»	То же	То же
S. microcarpum	Темно-коричневые, плотные; линейные или узколинейные с резко расширенной верхушкой	Обратноконусовидная; верхняя часть иногда куполообразная, слегка наплывающая на нижнюю	Длинный ($^1/_3$ от длины плода)	Отсутствует или очень короткая	»	»
S. stoloniferum	Темно-коричневые, плотные, с бурыми прожилками	Верхняя часть вытянуто-куполообразная или полушаровидная; нижняя — обратнопирамидальная	Средней длины ($^1/_6$ от длины плода)	Отсутствует	»	»
Подрод *Xanthosparganium*						
S. emersum	Светло-золотистые, прозрачные, с коричневыми прожилками; линейные, кверху расширенные	Веретеновидная, постепенно переходящая в столбик и ножку; верхняя часть иногда наплывает на нижнюю	Длинный ($^1/_3$ от длины плода)	Есть	»	Красновато-бурая с красноватыми штрихами и точками
S. angustifolium	То же	То же	То же	»	»	То же
S. glomeratum	»	»	Средней длины ($^1/_5$ от длины плода)	»	»	»
S. minimum	»	От широковеретеновидной до яйцевидной; верхняя часть иногда слегка наплывающая на нижнюю	То же	Очень короткая или отсутствует	»	»
S. hyperboreum	»	Удлиненно-яйцевидная	Очень короткий (<$^1/_{10}$ от длины плода)	То же	»	От светло-желтой с зеленоватым оттенком до желтовато-бурой
S. gramineum	»	Неправильно-яйцевидная	Средней длины ($^1/_3$—$^1/_4$ от длины плода), крючкообразно загнутый	Есть	»	Желтовато-бурая

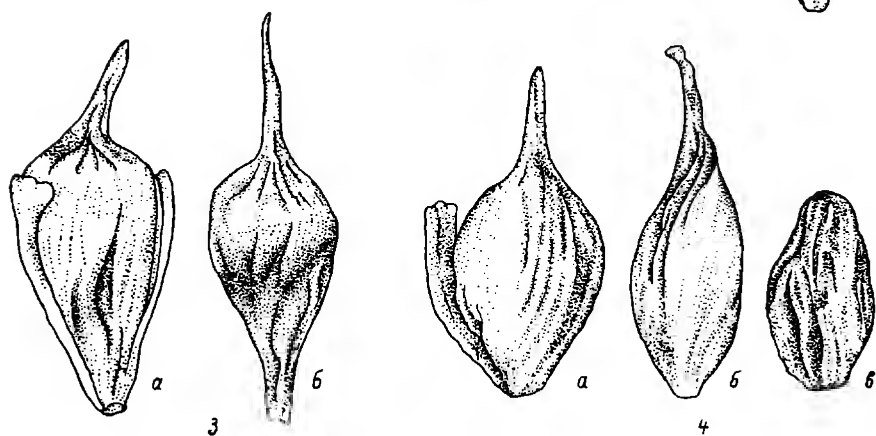
ТАБЛИЦА 2

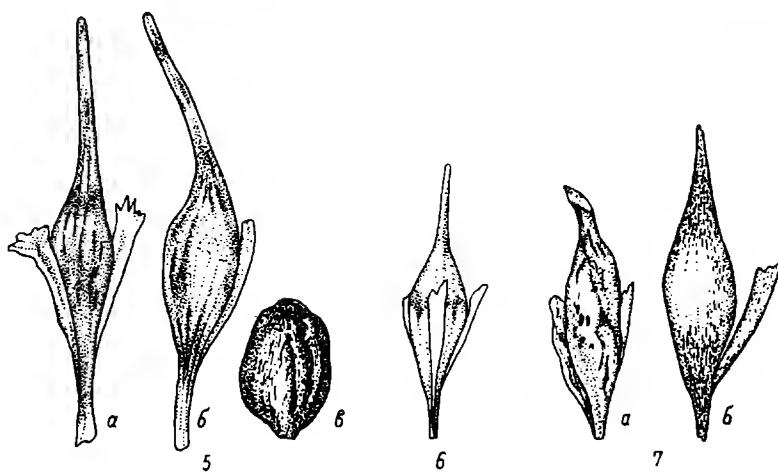
Количественная характеристика плодов видов рода *Sparganium*, см *

Вид	Диаметр соплодия **	Число		Плод					Чешуя	
		образцов	плодов	общие размеры		длина/ширина	столбик	ножка	длина	ширина
				длина	ширина		длина	длина		
				Подрод *Sparganium*						
S. erectum	1.5	4	77	7.7 (10.5—5.5)	4.1 (6.0—2.0)	1.9	1.6 (2.7—1.0)	—	5.6 (7.5—4.5)	1.4 (2.3—1.0)
S. neglectum	1.1	1	7	7.3 (9.0—5.0)	3.0 (3.5—2.5)	2.4	3.0 (3.5—2.5)	—	5.2 (5.5—5.0)	1.1 (1.2—1.0)
S. microcarpum	1.1	2	38	8.8 (11.0—7.2)	2.8 (4.4—1.8)	3.1	2.7 (4.0—1.5)	0.7 (1.0—0.5)	5.1 (6.5—4.2)	1.0 (1.5—0.6)
S. stoloniferum	—	1	8	9.7 (10.5—9.2)	4.4 (4.9—4.0)	2.2	1.7 (2.2—1.0)	—	5.2 (6.0—4.2)	1.2 (1.5—1.0)
				Подрод *Xanthosparganium*						
S. emersum	1.0	6	70	10.1 (14.0—8.0)	1.8 (2.2—1.3)	5.6	3.8 (6.0—2.2)	2.4 (5.0—1.0)	5.5 (8.0—4.3)	0.6 (1.3—0.3)
S. angustifolium	1.0	1	9	6.4 (7.0—5.7)	1.4 (1.5—1.2)	4.6	1.6 (2.5—1.5)	1.4 (1.8—1.2)	3.6 (4.0—3.2)	0.5 (0.7—0.4)
S. glomeratum	1.0	4	50	6.4 (7.6—5.2)	1.4 (2.0—1.0)	4.5	1.3 (2.0—0.6)	1.2 (2.0—0.5)	3.7 (5.0—3.0)	0.4 (0.8—0.4)
S. minimum	0.6	5	46	4.6 (6.0—3.3)	1.7 (2.2—1.3)	2.7	0.8 (1.0—0.4)	0.5 (1.0—0.2) ***	2.6 (3.5—2.0)	0.9 (1.5—0.5)
S. hyperboreum	0.4	3	27	3.6 (4.8—2.4)	1.3 (1.8—0.9)	2.8	0.3 (0.5—0.1)	0.5 (1.0—0.1) ***	2.3 (2.5—2.1)	0.2 (0.2)
S. gramineum	0.5	4	30	4.0 (5.3—2.7)	1.1 (1.8—1.0)	3.6	1.2 (1.5—0.6)	0.8 (1.5—0.2)	2.3 (2.5—2.2)	0.6 (1.0—0.5)

Примечание. * Данные по *S. japonicum* и *S. stenophyllum* отсутствуют ввиду недостатка материала.
** Среднее из 5—40 гербарных образцов.
*** Вычислено только для плодов с ножками, остальные плоды (от 50 до 80%) сидячие.


а
б
в
г
1
2


а
б
3
а
б
в
4


а
б
в
5
6
а
б
7

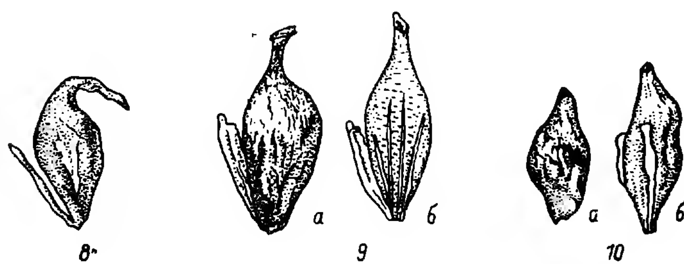
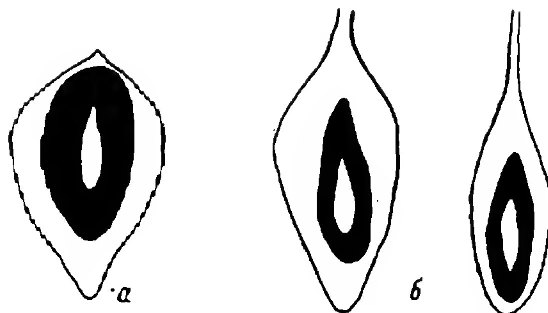

8
а
б
9
а
б
10

Рис. 2. Схема расположения эндокарпия в плоде ежеголовников.

а — *Sparganium erectum*, *б* — все прочие виды.



признаком. От близкого вида *S. microcarpum* этот вид лучше всего отличается по отношению длины к ширине плода (у *S. neglectum* — 2.4, у *S. microcarpum* — 3.1).

Виды *S. microcarpum* и *S. neglectum*, по мнению Дорофеева (1979), представляют собой переходную ступень между двумя подродами. Согласно этому автору и нашим исследованиям, у *S. microcarpum*, относящегося к подроду *Sparganium*, наряду с сидячими плодами зачастую (до 50% в наших образцах) встречаются плоды с короткой ножкой из ткани околоплодника.

О промежуточном положении *S. neglectum* (подрод *Sparganium*) свидетельствует и небольшой удлиненный эндокарпий, напоминающий таковой у плодов видов подрода *Xanthosparganium*.

П о д р о д *Xanthosparganium*. Шесть видов этого подрода по отношению длины к ширине плода хорошо разделяются на две группы, соответствующие секциям, выделенным Цвелевым (1984), — sect. *Natantia* и sect. *Minima* (длина/ширина > 3 (3.6—5.6) — *S. emersum*, *S. angustifolium*, *S. glomeratum* и *S. gramineum*; длина/ширина < 3(2.7—2.8) — *S. hyperboreum* и *S. minimum*). Кроме того, виды последней группы характеризуются сидячими или почти сидячими плодами.

Все виды первой группы, за исключением *S. gramineum*, имеют плоды более или менее сходной формы. *S. glomeratum* отличается от близких к нему видов скученностью головок, а *S. angustifolium* является, возможно, гибридом между *S. emersum* и *S. gramineum* (Н. Н. Цвелев, устное сообщение). Особняком в этой группе стоит *S. gramineum* с весьма характерными плодами, снабженными загнутым столбиком.

S. minimum и особенно *S. hyperboreum* из второй группы имеют мелкие плоды от широковеретеновидной до яйцевидной формы.

Косточки (эндокарпии) рода *Sparganium* мы исследовали только у трех видов — *S. erectum*, *S. neglectum* и *S. emersum*. Форма косточек — неправильно-яйцевидная, поверхность сильно ребристая, цвет — серовато-бурый, размеры: длина 3—5, ширина — 2—3 мм.

В заключение рассмотрим морфологию плода видов рода *Sparganium* с точки зрения их филогении и эволюции. Дорофеев (1979) считает, что подрод *Sparganium*, широко распространенный в олигоцене, более древний, чем *Xanthosparganium*. В миоцене число видов подрода *Sparganium* сокращается, уступая место представителям *Xanthosparganium*. Плоды последнего, утратившие массивные косточки с выступающими ребрами (подрод *Sparganium*), приобрели косточки средней величины веретеновидной формы с невысокими продольными валиками вместо ребер. К тому же, как указывалось выше, косточка у всех видов, кроме *S. erectum*, до верхушки плода не доходит (рис. 2). Плоды *S. emersum* и близких к нему видов из более молодого подрода *Xanthosparganium* приобретают форму поплавка, заполненного рыхлой тканью с утяжеленной благодаря опущенной косточке нижней частью. Как поплавки, эти плоды плавают в воде в вертикальном положении, опускаясь на дно после набухания и сгнивания рыхлого мезокарпия.

S. emersum, *S. angustifolium* и *S. glomeratum* являются не только более молодыми, но и более специализированными по отношению к водной среде видами.

Рис. 1. Плоды и эндокарпии разных видов рода *Sparganium* (масштаб 1 : 5).

1 — *Sparganium emersum*: плод (*а* — прямо, *б* — сбоку), *в*, *г* — эндокарпий; *2* — *S. stoloniferum*: плод; *3* — *S. microcarpum*; *а*, *б* — плод; *4* — *S. neglectum*: плод; *в* — эндокарпий; *5* — *S. emersum*: *а*, *б* — плод; *в* — эндокарпий; *6* — *S. angustifolium*: плод; *7* — *S. glomeratum*: *а*, *б* — плод; *8* — *S. gramineum*: плод; *9* — *S. minimum*: *а*, *б* — плод; *10* — *S. hyperboreum*: *а*, *б* — плод.

Если все ежеголовники — прибрежные растения, то эти виды, растущие в воде до глубины 1.5 м и более, могут быть уже отнесены к водным растениям.

Таким образом, карпологический анализ видов рода *Sparganium* только отчасти подтверждает деление его на два подрода. Выделенные же по карпологическим признакам группы видов более соответствуют трем секциям Цвелева (1984).

На видовом уровне морфологические признаки плодов проявляются в разной степени. Для диагностики видов рода *Sparganium* по карпологическим данным весьма существенным признаком оказалось отношение длины к ширине плода. Наиболее молодой подрод *Xanthosparganium* включает и более специализированные виды — гидрофиты: *S. angustifolium*, *S. gramineum* и *S. emersum*. Для дальнейшего выявления изменчивости плодов нужны тщательные карпологические исследования в географическом и экологическом аспектах.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Ю. Е. Ежеголовниковые. — В кн.: Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979, т. 4, с. 322—326. — *Дорофеев П. И.* К систематике третичных *Sparganium*. — В кн.: Советская палеокарпология. М.: Наука, 1979, с. 13—25. — *Жизнь растений*. Т. 6, М.: Просвещение, 1982, с. 461—466. — *Зубкова И. Г., Шабес Л. К.* Анатомическое строение околоплодника видов *Sparganium*. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 3, с. 381—385. — *Хохряков А. П.* Соматическая эволюция однодольных. М.: Наука, 1975. 196 с. — *Цвелев Н. Н.* Заметки о некоторых гидрофильных растениях флоры СССР. — Нов. сист. высш. раст., Л., Наука, 1984, т. 21, с. 232—242. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981, с. 478—479. — *Юзепчук С. В.* Ежеголовниковые. — В кн.: Флора СССР. Т. 1, Л.: Изд-во АН СССР, 1934, с. 216—229.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.
Получено 22 VIII 1983.

УДК 581.444 : 582.42/.47+582.5/.9

Бот. журн., т. 69, № 12

Н. И. Ляшенко

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ВЕРХУШКИ ВЕГЕТАТИВНОГО ПОБЕГА У *GNETUM GNEMON* (*GNETACEAE*) И НЕКОТОРЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

N. I. LIASHENKO. MORPHOLOGICAL STRUCTURE OF THE VEGETATIVE SHOOT TIP IN *GNETUM GNEMON* (*GNETACEAE*) AND IN SOME ANGIOSPERMS

Морфологическое строение верхушки покоящегося вегетативного побега у *Gnetum gnemon* и тропических двудольных *Carallia lanceaefolia*, *Coffea excelsa* и *Garcinia tinctoria*, характеризующихся сходством основных признаков организации системы вегетативных органов, однотипно. Верхушка побега у изученных видов растений имеет одну пару зачатков листьев; строение ее — простейшее для видов древесных и кустарниковых растений умеренной и тропической зон.

Изучение *Gnetum gnemon* L. и тропических двудольных *Carallia lanceaefolia* Roxb. (сем. *Rhizophoraceae*), *Coffea excelsa* A. Chev. (сем. *Rubiaceae*), *Garcinia tinctoria* (DC.) W. F. Wight (сем. *Clusiaceae*) привело нас к убеждению о сходстве основных черт сложения системы их вегетативных органов. Сходство морфологических признаков, внимание на которое мы обратили ранее (Ляшенко, 1971, 1976, 1981, 1983), позволило полагать, что осуществляется оно на основе развития гомологичных органов. Некоторые из признаков — вегетативные побеги с одним междоузлием и одним узлом, несущим мутовку листьев; зеленые пластинчатые листья; правильная система побегов, периодически образующаяся за одинчетыре периода роста. В данной статье приводятся результаты детального изучения одного из признаков строения вегетативного побега: его верхушки. Морфологическое строение верхушки побега у *Gnetum gnemon* и тропических двудольных *Carallia lanceaefolia*, *Coffea excelsa*, *Garcinia tinctoria* также сходно.

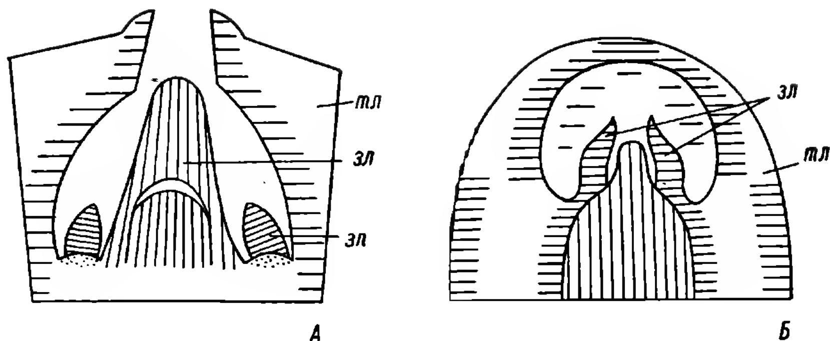


Рис. 1. Продольный срез через верхушку побега *Gnetum gnemon*, сделанный параллельно (*А*) и перпендикулярно (*Б*) поверхности пары зачатков листьев.

тл — ткань основания черешка листа, *зл* — зачаток листа, *зп* — зачаток бокового побега. Увел.: *А* — 75, *Б* — 45.

Такое же строение ее наблюдается у *Clusia rosea* Jacq. (сем. *Clusiaceae*) и *Dyera costulata* Hook. f. (сем. *Apocynaceae*), у видов, которые имеют общие с изученными видами черты строения побега.

У *Gnetum gnemon* верхушка покоящегося бокового побега первого порядка скрыта тканями плотно сомкнутых оснований черешков последней пары взрослых листьев (рис. 1, *А*). На продольных срезах, сделанных через верхушку побега параллельно и перпендикулярно поверхности зачатков листьев, видно, что верхушка несет лишь единственную пару зачатков листьев. Длина зачатков 0.3 мм (рис. 1, *А*, *Б*). На срезе, сделанном параллельно поверхности зачатков листьев, видно, что в пазухах зрелых листьев, венчающих побег, имеются зачатки боковых побегов (почки) (рис. 1, *А*). Каждый из них имеет лишь одну пару зачатков листьев. У *G. gnemon* строение верхушки побега на боковых ветвях первого порядка во всех исследованных случаях было одинаковым.

M. A. Johnson, изучавший анатомическое строение 85 верхушек побегов у *G. gnemon* в ботанических садах США, отмечал, что верхушка побега лишена почечных чешуй. Она несет «от одной до трех пар листовых примордиев или единственную пару листьев примерно 2 мм длины» (1950 : 355). Верхушка побега, по Johnson, имеет от одной до двух пар зачатков боковых побегов. Возможно, что две-три пары листовых примордиев, которые обнаружил Johnson, как соответственно две пары зачатков боковых побегов образуются в тех случаях, когда имеет место развитие нового верхушечного побега с двумя удлиненными междоузлиями. Случаи развития побегов с двумя междоузлиями у *G. gnemon* редки (Ляшенко, 1976).

У *Carallia lanceaefolia*, так же как у *G. gnemon*, верхушка бокового побега второго порядка имеет единственную пару зачатков листьев. У *C. lanceaefolia* в отличие от *G. gnemon* верхушка покоящегося побега скрыта интерпетиолярными (межчерешковыми) прилистниками последней пары взрослых листьев. После удаления прилистников (длиной 8—11 мм) на верхушке побега обнаруживалась пара зачатков листьев 3—5 мм длины. В свою очередь после удаления зачатков листьев были видны зачатки их прилистников 1.5—0.5 мм длины. На продольных срезах через зачатки прилистников видно, что на верхушке побега второй пары зачатков листьев нет (рис. 2).

У *Coffea excelsa* строение верхушки бокового побега первого и второго порядков аналогично строению ее у *Carallia lanceaefolia*. Верхушка покоящегося побега скрыта интерпетиолирными прилистниками последней пары листьев побега. Длина прилистников 2—3 мм. Так же как у *G. gnemon* и *C. lanceaefolia*, верхушка побега у *C. excelsa* несет одну пару зачатков листьев длиной 2—2.5 мм. Конус нарастания заключен в зачатки прилистников пары зачатков листьев (рис. 3). В отличие от *Gnetum gnemon* у *Carallia lanceaefolia* и *Coffea excelsa* на верхушке побега, в пазухах взрослых листьев, зачатков боковых побегов нет.

У *Garcinia tinctoria*, так же как у *G. gnemon*, *C. lanceaefolia* и *C. excelsa*, верхушка покоящегося побега второго порядка несет единственную пару зачат-

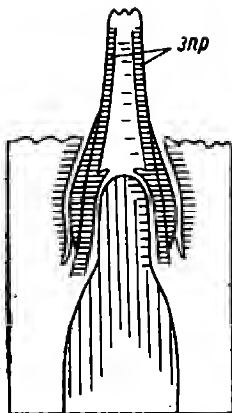


Рис. 2. Продольный срез через верхушку побега *Carallia lanceaefolia*.

зпр — зачатки улиткообразно свернутых прилистников. Увел. 18.5.

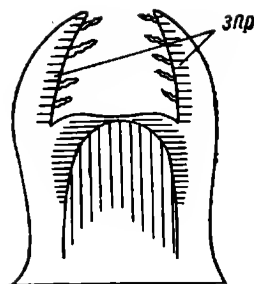


Рис. 3. Продольный срез через верхушку побега *Coffea excelsa*, сделанный перпендикулярно поверхности зачатков прилистников.

зпр — зачатки прилистников. Увел. 20.

ков листьев. Так же как у *G. gnemon*, у *G. tinctoria* верхушка побега имеет пару зачатков боковых побегов. В каждом из них по одной паре зачатков листьев.

В периоды роста у *G. gnemon*, *C. lanceaefolia*, *C. excelsa* и *G. tinctoria* образуются однородные элементы системы ветвей: побеги с удлиненными междоузлиями, несущие двучленные мутовки зеленых пластинчатых листьев. Без проведения фенологических наблюдений границу приростов побегов установить нельзя. Таким образом, строение верхушки покоящегося вегетативного побега и элементов системы ветвей у *G. gnemon*, *C. lanceaefolia*, *C. excelsa* и *G. tinctoria* сходно. Такое же строение имеет верхушка побега у *Clusia rosea*, по нашим наблюдениям, и *Dyera costulata*, по данным M. Raciborski (1900), видов, имеющих общее с перечисленными выше видами морфологическое строение вегетативных побегов.

Строение верхушки вегетативного побега у *G. gnemon*, *C. lanceaefolia*. *C. excelsa* и *G. tinctoria* — простейшее для видов древесных и кустарниковых растений умеренной и тропической зон. Например, конус нарастания вегетативного побега у тропического древесного *Manilkara achras* (Mill.) Fosb., имеющего во всех узлах побега зеленые пластинчатые листья (листья переходных форм очень часто отсутствуют), заключен в 5 зачатков листьев. Верхушечная почка ствола молодого растения тропического древесного *Theobroma cacao* L. складывается из 15—16 зачатков листьев. Верхушечная почка побега у *Viburnum lantana* L., кустарника умеренной зоны, несет три пары зачатков листьев. У *V. lantana*, как и у многих видов тропических растений, на побегах развиваются лишь зеленые пластинчатые листья. Листья переходных форм и почечные чешуи отсутствуют. Верхушечная почка побега у древесного растения умеренной зоны *Acer platanoides* L. складывается из семи-восьми пар почечных чешуй и зачатков листьев. Строение верхушки побега с зачатками листьев лишь одного узла, одинаковое у *Gnetum gnemon*, *Carallia lanceaefolia*, *Coffea excelsa* и *Garcinia tinctoria*, — явление уникальное. В свою очередь наличие у исследованных видов сходных черт развития структуры — вегетативных побегов с одним междоузлием и одним узлом, несущим мутовку зеленых пластинчатых листьев (листья переходных форм, как и почечные чешуи, отсутствуют), накрест супротивных боковых ветвей у *Gnetum gnemon*, *Garcinia tinctoria*, а с определенного возраста — у *Coffea excelsa* с начала ветвления в каждом узле ствола, систем моноподиально ветвящихся ветвей, математически правильных систем побегов, периодически образующихся за 1—4 периода роста, и ряда других черт (Ляшенко, 1976, 1981, 1983) — позволяет утверждать, что организация всей системы вегетативных органов этих растений уникальна. Мы полагаем, что сходство морфологических признаков у *G. gnemon* и представителей двудольных растений осуществляется на основе развития гомологичных органов. Известно, что эмбриологи не отрицали возможности

гомологизировать женский гаметофит видов рода *Gnetum* и представителей покрытосеменных растений. P. Maheshwari (1950 : 418) отмечал, что известная в эмбриологии теория эквивалентности «не предполагает непосредственного происхождения зародышевого мешка покрытосеменных от женского гаметофита *Gnetales*. Однако она принимает, что в редукции проталлиальной ткани женского гаметофита *Gnetales* и покрытосеменные следовали более или менее параллельным путем». Мы полагаем, что существует возможность гомологизировать и элементы спорофита. В этой связи мы считаем, что зачатки мутовки листьев единственного узла на верхушке покоящегося побега у *Gnetum gnemon* и покрытосеменных — структуры гомологичные. Доказательством наличия гомологичных структур у представителей двух групп растений может служить одинаковый план строения и развития зачатков мутовки листьев единственного узла. У исследованных видов отмечается совпадение числа членов в мутовке — 2, хотя число членов в мутовке — черта не принципиальная. Мутовка листьев у одних видов может быть двучленной, у других — трех-, четырех-, т. е. многочленной (например, у *Dyera costulata* мутовка зачатков листьев на верхушке покоящегося побега 6—8-членная, по Raciborski, 1900). У представителей обеих групп растений наблюдается синхронное и гистологически симметричное развитие зачатков листьев в мутовке. Это прослеживается на наших срезах через верхушку вегетативного побега у исследованных видов. Это видно и на срезах через верхушку вегетативного побега у *G. gnemon*, которые сделал Johnson (1950) в период ранних стадий развития зачатков, и на срезах верхушки побега *G. nodiflorum* Brongn., по данным работы R. J. Rodin (1967). Таким образом, план строения и развития зачатков листьев у *G. gnemon* и представителей двудольных растений свидетельствует о наличии однотипных структур — истинных, строгих мутовок листьев.[1] Однако для доказательства отсутствия конвергентного развития этих структур необходимо исследование плана строения семядолей зародыша. Семядоли зародыша у видов рода *Gnetum* имеют равную величину или одна семядоля меньше другой. По сведениям Vimla Vasil (1959), у *G. ula* Brongn., древесной лианы, нормально развиваются семядоли равной величины, лишь редко наблюдается развитие неравных семядолей. В том случае, когда у *G. ula* развиваются три семядоли, они также могут быть все равными, или две из них равной величины, а третья немного больше или меньше двух других (Maheshwari, Vimla Vasil, 1961).[2] Семядоли неравной длины у двух видов рода *Gnetum* — *G. ula* и *G. latifolium* var. *funiculare* (Bl.) Mgf — наблюдал P. Fröschel (1911). У *G. gnemon* развиваются две семядоли в мутовке, при этом, по данным T. G. Hill и E. de Fraine (1910), одна семядоля меньше другой. Однако иллюстративные данные о прорастании семени у *G. gnemon*, приведенные Maheshwari и Vimla Vasil (1961), свидетельствуют о развитии семядолей равной величины. По-видимому, это явление действительно имеет место, и у *G. gnemon*, так же как у *G. ula* наряду с развитием семядолей неравной величины развиваются семядоли равного размера. Естественно полагать, что при формировании семядолей равной величины у видов рода *Gnetum* они развиваются синхронно и гистологически симметрично. Это и следует из данных, иллюстрирующих эмбриональное развитие семядолей у *G. ula* (Vimla Vasil, 1959). Как известно, (Vimla Vasil, 1959), гаустория, имеющаяся у зародыша видов рода *Gnetum*,

[1] По-видимому, для подтверждения данных о развитии истинных мутовок листьев следовало бы проследить вхождение проводящих пучков зачатков листьев в стебель: они должны входить на одном уровне.

[2] Мы не придерживаемся распространенного взгляда о возникновении трех, как и большего числа семядолей вследствие деления одной или двух основных. Мы полагаем, что дву-, трех-, как и вообще многосемядольность у представителей многих семейств класса двудольных, как и у видов рода *Gnetum*, — лишь модификации обычной строгой мутовчатости органов. Проявление подобной модификации можно наблюдать и у мутовчато развивающихся листьев. У особи одного вида, у видов одного рода или у различных родов одного семейства могут быть растения с двучленными и многочленными мутовками листьев. Подтверждение нашей интерпретации природы многосемядольности мы почерпнула из наблюдений за 3-семядольными сеянцами *Theobroma cacao*, *Maclura aurantiaca* Nutt. и других видов. Некоторые из черт, подтверждающие принадлежность двучленной и многочленной мутовки семядолей к одной структуре — наличие почки в пазухе каждой семядоли у трехсемядольных сеянцев (*T. cacao*), чередующееся расположение трех семядолей и трех первых листьев растения в соседних мутовках (*M. aurantiaca*).

начинает формироваться из тканей, находящихся между верхушкой стебля и верхушкой корня, после стадии дифференциации семядолей. Таким образом, гистологическое развитие гаусторин не прпятствует нроявлению первоначальной структуры зачатков семядолей: строго супротивных зачатков (при двучленной мутовке семядолей). Иными словами, можно утверждать, что у видов рода *Gnetum* формируется истинная, строгая мутовка семядолей. Скрытой очередности расположенин семядолей нет. Очередность расположення органов листовой природы отсутствует и в онтогенезе растений. Мы полагаем, что явление развития семядолей неравной величины у видов рода *Gnetum*, наблюдающееся наряду с формированием семядолей равного размера, аналогично явлению врожденной анизофиллии у некоторых видов со строго мутовчатым расположением семядолей и листьев, например у тропических видов сем. *Urticaceae* (Raciborski, 1900). Признак неравенства размеров членов одной и той же мутовки — вторичный. Точно так же, строго мутовчато, развиваются семядоли у исследованных видои двудольных, что следует из характеристики семейств но цитоэмбриологическим признакам. При этом для представителей семейств *Rubiaceae* и *Clusiaceae*, в том числе для видов родов *Coffea* и *Garcinia*, характерен эмбриогенез Solanad-типа (Поддубная-Арнольди, 1982; Соколовская, 1983). У сеянцев *Carallia lanceaefolia* семядоли строго супротивные. Таким обрааом, семядоли у *G. gnemon* и у представителей двудольных растений располагаются в уэлах стебля в строгих мутовках. Это может быть свидетельством отсутствия конвергентного развития мутовок листьев у представителей обеих групп растений. Выявление сходного развития этих структур имеет существенное значение для предположения о гомологическом развитии спорофита в целом у изученных видов. Как известно, при конвергенции сходство прослеживается в строении и развитии лишь немногих из систем органов. У изученных нами видов растений сходство наблюдается в организации всей системы вегетативных органов, сходство признаков спорофита прослеживается на всех этапах онтогенеза. Не известно ни одной фазы в развитии системы вегетативных органов, позволившей установить первоначальное расхождение и последующее схождение признаков системы органов. Основные элементы системы вегетативных органов морфологически идентичны.[3]

Как отмечалось ранее (Ляшенко, 1976, 1981, 1983), известно, что признаки покрытосеменных растений не могут быть выведены из признаков современных представителей порядка *Gnetales* вследствие высокого уровня организации их у последних: развития однополых стробилов, сосудов во вторичной древесине и ряда других признаков. Невозможность выведения структуры типа *Carallia lanceaefolia*, *Coffea excelsa* и *Garcinia tinctoria* из структуры типа *Gnetum gnemon*, а вместе с тем ироявление сходства черт развнтия органов у этих видов растений, осуществляющегося, как мы полагаем, на основе развития гомологичных органов, свидетельствует о том, что обе группы растений развивались параллельно, независимо друг от друга от одной близкой предковой группы растений.

ЛИТЕРАТУРА

Ляшенко Н. И. Данные сравнительной морфологии вегетативных органов некоторых покрытосеменных, *Cycadales* и *Gnetales*. — В кн.: IV Моск. совещ. по филогении растений. М.: МГУ, 1971, с. 25—27. — *Ляшенко Н. И.* Параллельное развитие систем ветвей у голосеменного *Gnetum gnemon* L. и некоторых покрытосеменных растений. — Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 6, с. 815—821. — *Ляшенко Н. И.* О строении системы вегетативных органов

[3] Конвергентиое развитие структур при сходстве строения и развития лишь немногих из систем органов может быть прослежено, например, у представителей сем. *Caryophyllaceae*. Внешне сходное с расположением органов у *Gnetum gnemon*, *Coffea excelsa* и других видов накрест супротивное расположение сеиядолей и листьев в строгих мутовках у видов рода *Dianthus* в конечном счете не свидетельствует о гомологическом развитии спорофита у тех и других растений. Ветвление осей у видов рода *Dianthus* представляет собою одну из модификаций дихотомического ветвления. Ветви у *Gnetum gnemon*, *Coffea excelsa*, *Garcinia tinctoria* и у других подобных им видов ветвятся моноподиально. Генеалогически эти структуры различны. Вопрос о том, как возникло конвергентное сходство листорасположения у видов рода *Gnetum*, *Coffea* и других видов, с одной стороны, и у видов рода *Dianthus*, с другой, будет рассмотрен нами в следующей статье. Попутно отметим, что схема эволюции спорофитов высших растений вообще, как и схема происхождения моноподиально ветвящегося спорофита в частности, часто приводимая в классических работах по морфологии растений, не является универсальной.

у предполагаемого предка цветковых растений. — В кн.: Морфол. эволюция высш. раст. Материалы 6 Моск. совещ. по филогении растений, посвящ. 100-летию со дня рожд. проф. МГУ К. И. Мейера. М.: Наука, 1981, с. 84—87. — *Ляшенко Н. И.* О сходстве структур у *Gnetum gnemon* L. и некоторых покрытосеменных. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1983, т. 88. вып. 3, с. 64—76. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 351 с. — *Соколовская Т. Б.* Семейство *Clusiaceae.* — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений, 2. Л.: Наука, 1983, с. 93—96. — *Fröschel P.* Zur Physiologie und Morphologie der Keimung einiger Gnetum—Arten. — Österr. Bot. Zeitschr., 1911, 61 J., N 6, S. 209—216. — *Hill T. G., Fraine E. de.* On the seedling structure of Gymnosperms. IV. — An. Bot., 1910, vol. XXIV, N XCIV, p. 319—333. — *Johnson M. A.* Growth and development of the shoot of *Gnetum gnemon* L. I The shoot apex and pith. — Bul. Torrey Bot. Club, 1950, vol. 77, N 5, p. 354—367. — *Maheshwari P.* An introduction to the embryology of Angiosperms. N. Y.: McGraw-Hill book company, 1950, 453 p. — *Maheshwari P., Vimla Vasil. Gnetum.* New Delhi: Coun. Sci. et Ind-Research, 1961. 142 p. — *Raciborski M.* Über die Verzweigung. — An. Jard. Buitenzorg, 1900. 2, Sér. 2, S. 1—67. — *Rodin R. J.* Ontogeny of foliage leaves in *Gnetum.* — Phytomorphol ogy 1967, vol. 17, N 1—4, p. 118—128. — *Vimla Vasil* (née Negi). Morphology and embryology of *Gnetum ula* Brongn. — Phytomorphology, 1959, vol. 9, N 2, p. 167—215.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 25 VII 1983.

УДК 582:576.312.37:575.12:582.675(470.23)

Бот. журн., т. 69, № 12

Е. О. Пунина, В. Г. Гриф

КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВИДОВ И ЕСТЕСТВЕННЫХ ГИБРИДОВ РОДА *PULSATILLA* (*RANUNCULACEAE*) В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

E. O. PUNINA, V. G. GRIF. KARYOSYSTEMATIC INVESTIGATION OF SPECIES AND NATURAL HYBRIDS OF THE GENUS *PULSATILLA* (*RANUNCULACEAE*) FROM THE LENINGRAD DISTRICT

Наряду с кариологическим анализом *Pulsatilla patens, P. vernalis* и *P. pratensis* из популяций Ленинградской обл. дано морфологическое описание естественных гибридов *P. patens* × *P. vernalis* и *P. vernalis* × *P. pratensis* и проведен кариологический анализ гибрида *P. patens* × *P. vernalis*; показан его интрогрессивный характер. Проведен сравнительный кариологический анализ *P. patens* из различных мест обитания.

Каждый случай обнаружения в природе межвидовых гибридов заслуживает внимания (Тахтаджян, 1970). Еще И. Ф. Шмальгаузен (1874) отмечал, что в местах совместного произрастания *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *P. vernalis* (L.) Mill. и *P. pratensis* (L.) Mill. встречаются гибриды этих видов, характеризующиеся промежуточными морфологическими признаками. Мы также обнаружили гибриды *P. patens* × *P. vernalis* и *P. vernalis* × *P. pratensis* в районе совместного произрастания этих видов. Материал для кариосистематического исследования был собран в 1981 и 1982 гг. в окрестностях поселков Лемболово и Мичуринское на Карельском перешейке Ленинградской обл. При детальном анализе морфологических признаков родительских видов и гибридных растений оказалось, что гибриды *P. vernalis* × *P. pratensis* обладают промежуточным фенотипом и не выявляют спектра морфологической изменчивости. Эти гибриды стерильны. Гибриды *P. patens* × *P. vernalis* характеризуются широким спектром изменчивости, среди них обнаруживаются растения с разной степенью фертильности: одни совсем не завязывают семян, у других семена завязываются, но не вызревают, у третьих образуется часть всхожих семян. Морфологические и биологические признаки родительских видов и гибридов представлены в табл. 1.

Кариологически мы исследовали все исходные виды и одно гибридное растение *P. patens* × *P. vernalis*.

Препараты приготовляли из корней проростков. Семена проращивали при комнатной температуре без стратификации, предобработку корней проводили

ТАБЛИЦА 1

Сравнительная характеристика морфологических и биологических признаков *Pulsatilla patens*, *P. vernalis*, *P. pratensis* и их гибридов

Признаки	*P. patens*	*P. patens* × *P. vernalis*	*P. vernalis*	*P. vernalis* × *P. pratensis*	*P. pratensis*
Листья	Не зимуют, новые листья развиваются после цветения. Лист пальчато-трехраздельный, по краю с острыми зубцами (рис. 1)	Иногда зимуют, новые листья развиваются после цветения. Различные промежуточные варианты (рис. 1)	Зимуют, новые листья развиваются после цветения. Лист перисто-трехраздельный, по краю с тупыми зубцами, средняя часть на коротком черешочке (рис. 1)	Частично зимуют, новые листья развиваются во время цветения. Лист перисто-многораздельный, с довольно узкими долями (рис. 1)	Не зимуют, новые листья развиваются во время цветения. Лист перисто-многораздельный, по краю с острыми зубцами, с узкими долями (рис. 1)
Околоцветник	Сине-фиолетовый	Все оттенки от белого до синефиолетового	Белый	Светло-сиреневый	Темно-фиолетовый, грязно-сиреневый
Цветок		Прямостоячий, крупный		Полупоникающий, средний	Поникающий, мелкий
Опушение	Умеренно развито, серебристое	Умеренно развито, серебристое или золотистое	Сильно развито, золотистое	Умеренно развито, золотистое	Слабо развито, серебристое
Плодовитость	Вполне плодовит	Завязываются и вызревают единичные семена на отдельных растениях	Вполне плодовит	Семена не завязываются	Вполне плодовит

0.05%-ным раствором колхицина в течение 3 ч, фиксировали проростки смесью Карнуа (3 : 1). Делали давленые постоянные препараты, окрашенные по Фёльгену (гидролиз 20 мин 5 н HCl при комнатной температуре). Метафазные пластинки зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-6. Измерение хромосом проводили на рисунках.

Все литературные данные о кариотипах рода *Pulsatilla* относятся либо к западно-европейским (Baumberger, 1970), либо к западно-сибирским популяциям (Карташова, Малахова, 1972). Как показало проведенное нами изучение кариотипов *P. patens*, *P. vernalis* и *P. pratensis* из популяций Ленинградской обл., все виды имеют одинаковое число хромосом (2n=16), что подтверждает данные разных авторов для этих видов из других мест обитания (Löve, 1954; Heimburger, 1959; Baumberger, 1970; Ануфриенко, Ростовцева, 1972; Карташова, Малахова, 1972; Чупов, 1974).

Кариотипы всех видов сходны и представлены пятью парами крупных метацентрических, одной парой субметацентрических, одной парой субакроцентрических спутничных и одной парой телоцентрических хромосом, у которых размер короткого плеча меньше толщины хромосом. При классификации хромосом мы пользовались системой, предложенной Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифом (1982).

Так как длина хромосом у *P. pratensis* несколько больше, чем у *P. patens* и *P. vernalis*, сравнение кариотипов мы проводили по относительной длине хромосом, а также по центромерному индексу. Сравнительная идиограмма всех трех видов представлена на рис. 2.

Как видно из табл. 2 и 3 и идиограммы (рис. 2), хромосомы гаплоидного набора отличаются друг от друга или по длине, или по центромерному индексу (за исключением II и III пар хромосом *P. patens*, которые составляют неидентифицируемую группу). Гомеологические хромосомы между

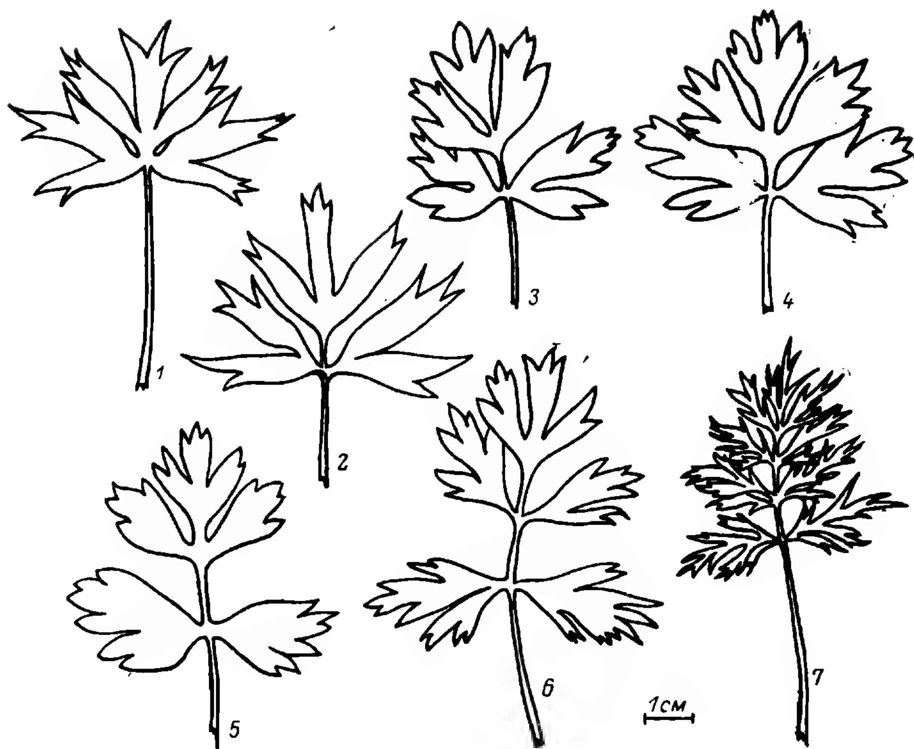


Рис. 1. Форма листовой пластинки у *Pulsatilla patens* (*1*), *P. vernalis* (5), *P. pratensis* (7) и их гибридов.

2—4 — гибриды *P. patens*×*P. vernalis*; *6* — гибрид *P. vernalis*×*P. pratensis*.

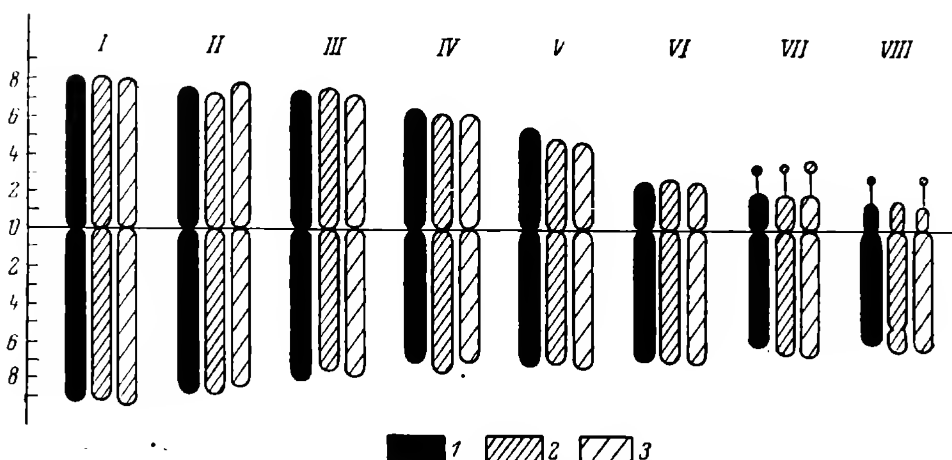


Рис. 2. Сравнительная идиограмма трех видов рода *Pulsatilla*.

1 — *P. patens*, *2* — *P. vernalis*, *3* — *P. pratensis*. *На оси ординат* — L^r, %.

собой различаются не всегда. Мы установили следующие достоверные различия:

IV пары хромосом различаются по центромерному индексу у всех трех видов;

V пара хромосом *P. pratensis* отличается по центромерному индексу от гомологов *P. patens* и *P. vernalis*;

VII пара хромосом *P. pratensis* отличается от гомеологов *P. patens* и *P. vernalis* наличием более крупного спутника;

VIII пара хромосом *P. vernalis* отличается от гомеологов *P. patens* и *P. pratensis* отсутствием спутника и наличием вторичной перетяжки на длинном плече.

ТАБЛИЦА 2

Абсолютная длина и центромерный индекс хромосом гаплоидного набора *Pulsatilla patens* и *P. vernalis* из популяций в Лемболово

№ хромосомы	Длина плеч, мкм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$		№ хромосомы	Длина плеч, мкм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	
		абсолютная длина, мкм	центромерный индекс, %			абсолютная длина, мкм	центромерный индекс, %
	P. patens				*P. vernalis*		
I	3.7+3.3	7.0 ±0.16	47.8 ±0.30	I	3.6+3.2	6.8 ±0.09	46.5 ±0.28
II	3.5+3.0	6.5 ±0.14	46.6 ±0.40	II	3.5+2.8	6.3 ±0.11	44.7 ±0.33
III	3.2+2.9	6.1 ±0.13	47.1 ±0.43	III	3.0+2.9	5.9 ±0.12	48.6 ±0.33
IV	2.8+2.6	5.4 ±0.14	48.7 ±0.23	IV	3.0+2.4	5.4 ±0.12	45.3 ±0.43
V	2.9+2.1	5.0 ±0.11	41.1 ±0.48	V	2.8+1.9	4.7 ±0.11	41.0 ±0.35
VI	2.8+1.0	3.8 ±0.07	25.7 ±0.43	VI	2.8+1.0	3.8 ±0.07	26.6 ±0.41
VII	2.5+0.7	3.2 ±0.06	20.7 ±0.43 *	VII	2.7+0.7	3.4 ±0.06	21.7 ±0.42 *
VIII	2.4+0.5	2.9 ±0.09	15.7 ±0.29 *	VIII	2.5+0.5	3.0 ±0.06	16.5 ±0.27

Примечание. Здесь и в табл. 3—5 — звездочкой обозначена хромосома, имеющая спутник.

Мы описали также кариотип одного из гибридов *P. patens*×*P. vernalis* Этот гибрид обладал некоторыми промежуточными признаками: светло-сиреневым околоцветником, серебристым опушением и частично зимующими листьями промежуточной формы. Он был частично фертилен. Кариотип проростка, анализируемый нами, строго говоря, принадлежит уже следующему поколению. Данные о длине и центромерном индексе хромосом гибрида приведены в табл. 4.

ТАБЛИЦА 3

Абсолютная длина и центромерный индекс хромосом гаплоидного набора *Pulsatilla pratensis* из популяции в Мичуринском

№ хромосомы	Длина плеч, мкм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	
		абсолютная длина, мкм	центромерный индекс, %
I	5.0+4.2	9.2 ±0.25	46.1 ±0.45
II	4.5+4.0	8.5 ±0.24	46.7 ±0.50
III	4.2+3.7	7.9 ±0.22	46.5 ±0.48
IV	3.7+3.2	6.9 ±0.17	46.9 ±0.53
V	3.9+2.3	6.2 ±0.17	36.8 ±0.53
VI	3.8+1.2	5.0 ±0.11	23.8 ±0.51
VII	3.6+0.9	4.5 ±0.11	19.4 ±0.52 *
VIII	3.4+0.6	4.0 ±0.09	15.7 ±0.54 *

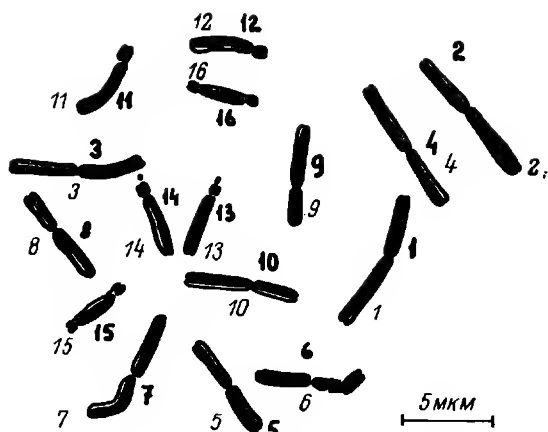
У гибрида в отличие от родительских видов не идентифицируются первые шесть хромосом, и можно говорить лишь о группе крупных метацентриков. Хорошо выделяется четвертая пара (7 и 8 хромосомы), из которой одна хромосома имеет такой же центромерный индекс, как IV пара *P. patens*, а другая — как IV пара *P. vernalis* (см. табл. 2). Хромосомы 13-ю и 14-ю мы объединили в VII пару по наличию спутника, а хромосомы 15-ю и 16-ю — в VIII пару по центромерному индексу,

ТАБЛИЦА 4

Абсолютная длина и центромерный индекс диплоидного набора хромосом потомка гибрида *Pulsatilla patens*×*P. vernalis*

№ хромосомы	Длина плеч, мкм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$		№ хромосомы	Длина плеч, мкм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	
		абсолютная длина, мкм	центромерный индекс, %			абсолютная длина, мкм	центромерный индекс, %
1	3.7+3.2	6.9 ±0.24	45.8 ±0.70	9	2.8+2.0	4.8±0.18	42.5±1.08
2	3.5+3.2	6.7 ±0.19	48.3 ±0.46	10	2.7+1.8	4.5±0.16	40.3±0.89
3	3.3+3.1	6.4 ±0.16	48.0 ±0.55	11	2.8+0.7	3.5±0.14	20.0±0.62
4	3.3+2.9	6.2 ±0.18	46.7 ±0.70	12	2.7+0.6	3.3±0.14	17.9±0.57
5	3.1+2.9	6.0 ±0.19	48.8 ±0.47	13	2.8+0.5	3.3±0.13	16.2±0.67 *
6	3.1+2.6	5.7 ±0.08	46.5 ±0.95	14	2.6+0.5	3.1±0.12	17.0±0.67 *
7	2.6+2.5	5.1 ±0.21	49.1 ±0.35	15	2.5+0.5	3.0±0.10	15.4±1.07
8	2.7+2.3	5.0 ±0.11	46.1 ±0.75	16	2.4+0.4	2.8±0.09	13.6±0.78

Рис. 3. Метафазная пластинка потомка гибрида *P. patens*×*P. vernalis*.



отсутствию спутника и наличию вторичной перетяжки, как у VIII пары хромосом *P. vernalis* (рис. 3).

Такое сочетание хромосом родительских видов у гибрида *P. patens*×*P. vernalis* показывает его интрогрессивный характер, что подтверждается также широким спектром изменчивости у гибридных растений. Гибридизация же между *P. vernalis* и *P. pratensis* ограничена, по-видимому, образованием первого гибридного поколения и интрогрессивной не является. Нивелировку различий между негомологичными хромосомами у гибрида *P. patens*× *P. vernalis* можно объяснить его гибридной ирdatabaseродой.

При сравнении полученных нами данных о кариотипе *P. patens* из популяции в Лемболово (Ленинградская обл.) с данными о кариотипе *P. patens* из Западной Сибири (Карташова, Малахова, 1972) были отмечены различия этих кариотипов по нескольким парам хромосом. Это могло свидетельствовать о наличии хромосомного полиморфизма у вида. Однако можно допустить, что причиной этих различий явилась неодинаковая предобработка материала, поэтому мы провели анализ кариотипов *P. patens* из Лужского р-на Ленинградской обл. и из окрестностей г. Томска (табл. 5). Семена *P. patens* из г. Томска были любезно присланы Л. А. Малаховой по нашей просьбе.

ТАБЛИЦА 5

Абсолютная длина и центромерный индекс гаплоидного набора хромосом *Pulsatilla patens* из окрестностей дер. Крупели Лужского р-на Ленинградской области и г. Томска

№ хромосомы	Длина плеч, мкм	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ абсолютная длина, мкм	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ центромерный индекс, %	№ хромосомы	Длина плеч, мкм	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ абсолютная длина, мкм	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ центромерный индекс, %
	Дер. Крупели				Г. Томск		
I	3.7+3.4	7.1±0.15	47.5±0.31	I	4.3+3.8	8.1±0.24	46.8±0.61
II	3.5+3.0	6.5±0.14	46.8±0.56	II	3.9+3.5	7.4±0.20	47.0±0.35
III	3.2+2.8	6.0±0.10	46.2±0.91	III	3.5+3.2	6.7±0.16	47.4±0.57
IV	2.9+2.5	5.4±0.09	47.1±0.52	IV	3.3+2.8	6.1±0.17	46.5±0.61
V	2.8+1.9	4.7±0.10	39.7±0.52	V	3.2+2.2	5.4±0.13	40.8±0.42
VI	2.8+0.9	3.7±0.08	25.4±0.26	VI	3.2+1.0	4.2±0.09	23.3±0.28
VII	2.7+0.7	3.4±0.06	21.6±0.41 *	VII	2.8+0.8	3.6±0.05	21.6±0.33 *
VIII	2.5+0.5	3.0±0.04	16.6±0.15 *	VIII	2.7+0.5	3.2±0.06	16.3±0.26 *

Сравнение кариотипов *P. patens* из различных мест обитания мы провели на идиограмме по относительной длине хромосом (рис. 4). Здесь же мы приводим данные Н. Н. Карташовой и Л. А. Малаховой (1972) о кариотипе *P. patens* из окрестностей г. Томска. Как видно на идиограмме, данные, полученные нами для разных популяций, практически не различаются. Однако от наших данных отличаются результаты Карташовой и Малаховой для *P. patens* из окрестностей г. Томска (длина I, III и V пар хромосом, длина и центромерный индекс VII пары, длина, центромерный индекс и наличие спутника у VII пары хромосом). Это говорит о том, что отличие данных Карташовой и Малаховой от наших о кариотипе *P. patens*, по-видимому, есть следствие различий в методике приготовления препаратов (возможно, различная концентрация колхицина при предобработке — 0.1% у Карташовой и Малаховой, 0.05% — у нас), поэтому

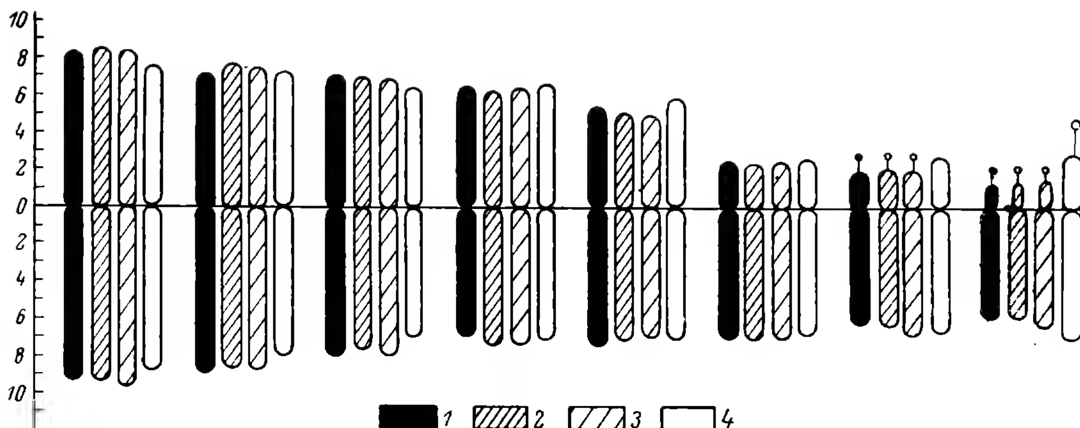


Рис. 4. Сравнительная идиограмма *Pulsatilla patens* из различных мест обитания.

Из окрестностей: *1* — пос. Лемболово Всеволожского р-на: *2* — дер. Крупели Лужского р-на Ленинградской обл.; г. Томска: *3* — наши данные; *4* — по данным Карташовой и Малаховой (1972).

очень важно при сравнительном анализе кариотипов растений, особенно при выяснении вопроса о хромосомном полиморфизме, придерживаться единой методики.

Таким образом, нами получены данные о кариотипах *P. patens*, *P. vernalis* и *P. pratensis* из популяций Ленинградской обл. Кариотипический и морфологический анализ гибрида *P. patens*×*P. vernalis* показал его интрогрессивный характер. Сравнение кариотипов *P. patens* из различных мест обитания обнаружило отсутствие достоверных различий между ними.

ЛИТЕРАТУРА

Аганова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии. — Бот. журн. 1982, т. 67, № 9, с. 1280—1284. — *Ануфриенко Т. Б., Ростовцева Т. С.* Числа хромосом некоторых видов сем. *Ranunculaceae*. — ДАН СССР, 1972, т. 206, № 5, с. 1219—1222. — *Карташова Н. Н., Малахова Л. А.* Сравнительно-кариологическое исследование видов рода *Pulsatilla* из разных популяций. — Цитология и генетика, 1972, т. 6, № 5, с. 442—445. — *Тахтаджян А. Л.* Биосистематика: прошлое, настоящее, будущее. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 3, с. 331—345. — *Чупов В. С.* Материалы к географии чисел хромосом в родах *Anemone* (L.), *Pulsatilla* Mill. и *Hepatica* Mill. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 3, с. 398—406. — *Шмальгаузен И. Ф.* О растительных помесях. Наблюдения из Петербургской флоры. СПб., 1874. 112 с. — *Baumberger H.* Chromosomenzahlbestimmungen und Karyotypanalyzen bei den Gattungen *Anemone*, *Hepatica* und *Pulsatilla*. — Ber. Schweiz. Bot. Ges., 1970, Bd 80, S. 17—95. — *Heimburger M.* Cytotaxonomic studies in the genus *Anemone*. — Canad. J. Bot., 1959, vol. 37, p. 587—612. — *Löve A.* Cytotaxonomical remarks on some American species of circumpolar taxa. — Svensk Bot. Tidskr., 1954, vol. 48, N 1, p. 211—232.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 18 VII 1983.

УДК 581.8 : 582.572.4 Бот. журн., т. 69, № 12

М. Ф. Данилова, С. К. Бейсекова

ФОРМИРОВАНИЕ ПОЯСКА КАСПАРИ В ЭНДОДЕРМЕ *CLIVIA MINIATA (AMARYLLIDACEAE)*

M. F. DANILOVA, S. K. BEISEKOVA. THE FORMATION OF THE CASPARIAN STRIP IN THE ENDODERMIS OF *CLIVIA MINIATA (AMARYLLIDACEAE)*

На начальной стадии роста продольные и поперечные антиклинальные стенки клеток эндодермы обладают структурой, типичной для первичных клеточных оболочек. Срединная пластинка тонкая, электронно-плотная, общая толщина оболочки уменьшается по направлению от межклетников к центру. За время роста растяжением происходит некоторое утолщение клеточной стенки в средней ее трети. Часто наблюдаются контакты пузырьков Гольджи с плазмалеммой. Плазмалемма волнистая, обычны парамуральные тельца и плазмалеммасомы. Следующий этап развития характеризуется активизвцией агранулярного эндоплазматического ретикулума (ЭР), наблюдаются многочисленные контакты ЭР с плазмалеммой в местах расположения будущего пояска Каспари. На завершающей стадии формирования пояска плазмалемма «прилипает» к клеточной стенке и одновременно наблюдаются дальнейшие локальные перестройки в клеточных оболочках: срединная пластинка больше не выявляется, вся стенка становится равномерно плотной и гомогенной. Две органеллы, по-видимому, вносят наибольший вклад в формирование пояска Каспари: аппарат Гольджи, который обеспечивает растущую клеточную стенку полисахаридами, и ЭР, активность которого связана с импрегнацией пояска липофильными веществами.

В связи с особым значением, которое придается эндодерме корня в регулировании транспорта веществ, ее изучению в последнее время уделяется большое внимание. Прогресс достигнут, в частности, в электронно-микроскопическом изучении этой ткани: к настоящему времени имеется материал по ультраструктурной характеристике эндодермы на разных стадиях ее развития (Bonnett, 1968; Стамболцян, 1971; Robards e. a., 1973; Данилова, 1974; Haas, Carothers, 1975; Scott, Peterson, 1979a, b, и др.). Однако остаются и мало разработанные вопросы, среди которых наиболее загадочный — о генезисе пояска Каспари. Несмотря на многочисленные попытки подойти к выяснению механизма своеобразной трансформации клеточных оболочек эндодермы (Van Fleet, 1961; Scott, 1963; Bonnett, 1968; Данилова, Стамболцян, 1969, и др.), сколько-нибудь обоснованное представление на этот счет отсутствует, что вызывает необходимость дальнейших исследований.

В данной работе прослежен процесс формирования пояска Каспари в корне *Clivia miniata* Regel. Корни *C. nobilis* уже служили объектом для электронномикроскопического изучения пояска Каспари (Falk, Sitte, 1961). В нашей работе главное внимание обращено на изменение состояния цитоплазматических органелл при структурных перестройках клеточных оболочек, ведущих к появлению пояска Каспари.

Материал и методика

Растения *C. miniata* выращивали в оранжерее Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в обычной горшечной культуре. Кусочки корня длиной 2—3 мм фиксировали при 0 °С в течение 10—12 ч в 3%-ном глутаровом альдегиде на фосфатном буфере при pH 7.3 и дополнительно фиксировали 2%-ным OsO_4 при pH 6.8. После обезвоживания в спиртах возрастающей концентрации материал заключали в эпон 812. Серийные ультратонкие срезы просматривали в микроскопах Tesla BS500 и JEM-7A.

Результаты исследования

В развитии эндодермы, начиная от выхода составляющих ее клеток из меристемы до завершения формирования поясков Каспари, можно выделить несколько этапов. На начальном этапе роста растяжением продольные и поперечные антиклинальные стенки клеток эндодермы, на которых впоследствии сформируются пояски Каспари, обладают структурой, свойственной первичным клеточным оболочкам. Срединная пластинка очень тонкая, электронно-плотная, общая толщина продольных антиклинальных стенок несколько уменьшается

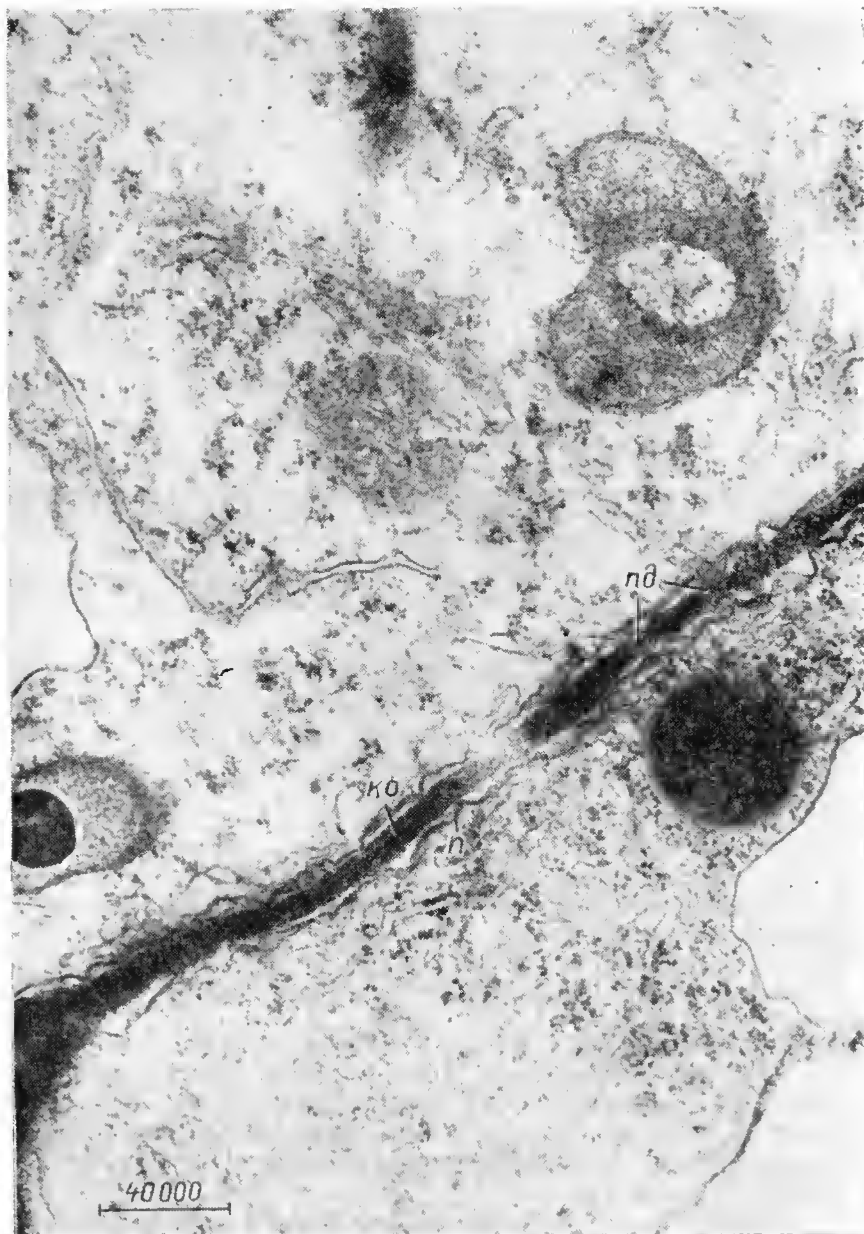


Рис. 1. Продольная радиальная стенка между двумя клетками эндодермы на начальном этапе роста клеток растяжением.

п — плазмалемма, *пд* — плазмодесмы, *ко* — клеточная оболочка.

по направлению от межклетников к центру. Продольные радиальные стенки на всем протяжении пересечены плазмодесмами, расположенными группами, разделенными неравными участками сплошной оболочки (рис. 1).

Цитоплазма клеток эндодермы на этой стадии развития обладает структурой, свойственной клеткам, выходящим из меристематического состояния и вступившим в фазу роста растяжением (Данилова, 1974). В довольно плотной гиалоплазме еще много свободных рибосом и вместе с тем выявляются многочисленные профили ЭР, главным образом гранулярного. Митохондрий и пластид также много, а диктиосомы встречаются значительно реже. Клетки эндодермы еще не полностью вакуолизированы, хотя по сравнению с меристематическими клетками вакуолизация существенно продвинулась.



Рис. 2. Утолщенный участок радиальной стенки между двумя клетками эндодермы с электронно-плотной срединной пластинкой (*сп*).

Завершение вакуолизации коррелирует, по-видимому, с достижением клетками окончательного размера. В радиальной стенке в это время отчетливо выделяется срединная пластинка. В средней трети эта стенка слегка утолщена, и части первичных оболочек по обе стороны от срединной пластинки характеризуются рыхлым расположением фибриллярных частиц (рис. 2). Плазмалемма волнистая на всем протяжении, периплазматическое пространство выявляется отчетливо. Плазмодесмы более многочисленны в проксимальной и дистальной частях радиальной стенки, но встречаются и в средней ее трети. Очень часто наблюдаются структуры типа парамуральных тел или плазмалеммасом. К числу органелл, достаточно активных в клетках эндодермы на этой стадии развития, принадлежит аппарат Гольджи, и, по-видимому, имеет место включение мембран пузырьков Гольджи в плазмалемму. Как и на предыдущей стадии,

в эндодерме много пластид и митохондрий, структура которых несколько изменяется. В самом конце этой стадии развития соотношение органелл смещается в пользу ЭР. Наряду с узкими гранулярными цистернами ЭР наблюдаются скопления агранулярных трубочек; последние образуют многочисленные контакты с плазмалеммой (рис. 3 — см. вклейку).

На следующем этапе развития, завершающемся формированием пояска Каспари, плазмалемма «прилипает» к клеточной оболочке в центральной трети радиальных стенок и одновременно с этим наблюдаются дальнейшие перестройки в клеточной оболочке в месте пояска. Исчезает различие в плотности между срединной пластинкой и остальной частью клеточной оболочки — вся оболочка в месте пояска Каспари становится равномерно плотной в отличие от остальной части стенки, сохраняющей прежнюю структуру. Плазмодесмы на всем протяжении пояска также исчезают (рис. 4 — см. вклейку). Протопласт постепенно приобретает структуру, свойственную всем клеткам коры корня на этой стадии развития: свободных рибосом в цитоплазме мало, органеллы более или менее равномерно и рыхло распределены в тонком слое.

Обсуждение результатов

Со времени K. Kroemer (1903) в развитии эндодермы выделяются несколько стадий: стадия проэндодермы и три стадии дифференциации: появление пояска Каспари, отложение субериновой пластинки на первичную клеточную оболочку и, наконец, вторичное отложение полисахаридов на субериновую пластинку; последняя стадия особенно хорошо выражена у однодольных растений.

В данной работе прослеживались изменения ультраструктуры эндодермы только на стадиях проэндодермы и формирования пояска Каспари. Еще в ранних работах, выполненных на уровне световой микроскопии, делались попытки объяснить механизм формирования пояска Каспари (Mager, 1932; Heimsch, 1951). Эти попытки возобновились с началом развития электронно-микроскопических исследований (Falk, Sitte, 1961, 1963; Falk, 1962; Van Fleet, 1961; Scott, 1963; Данилова, Стамболцян, 1969). По поводу участия тех или иных клеток в биогенезе гидрофобных веществ, пропитывающих клеточные стенки в районе пояска Каспари, существовало две точки зрения. Одна из них была высказана J. Priestley и F. Radcliffe (1924) и поддержана D. Van Fleet (1961), считавшими, что вещества, откладывающиеся в пояске Каспари, притекают из центрального цилиндра и накапливаются сначала в межклетниках и затем перемещаются по радиальным стенкам к месту формирования пояска. H. von Guttenberg (1943) высказал предположение, что в образовании пояска Каспари основная роль принадлежит протопласту самой клетки эндодермы. По-видимому, эта последняя точка зрения разделяется сейчас всеми исследователями.

О роли отдельных клеточных органелл в биогенезе веществ, импрегнирующих клеточную стенку в месте пояска, пока существуют лишь предположения.

В самом первом электронно-микроскопическом исследовании пояска Каспари H. Falk и P. Sitte (1961) предположили, что в изменении химического состава клеточной стенки в зоне пояска Каспари могут играть существенную роль парамуральные и мультивезикулярные тельца. К этому предположению присоединились M. Scott и R. Peterson (1979a). На представленной ими микрофотографии видно, что мультивезикулярные тельца содержат как пузырьки, ограниченные мембраной, так и мелкие округлые липидные или фенольной природы капли, как будто изливающиеся в клеточную стенку над пояском Каспари. Эти же авторы отметили присутствие хорошо развитого аппарата Гольджи и ЭР, а также обилие рибосом в клетках эндодермы на стадии формирования пояска Каспари. D. Haas и Z. Carothers (1975) у кукурузы не наблюдали какой-либо корреляции развития пояска Каспари и состояния клеточных органелл. Однако они отметили утолщение и потемнение плазмалеммы в месте пояска одновременно с потемнением клеточной стенки. H. Bonnett (1968) также не обнаружил четкой корреляции между активностью каких-либо органелл и развитием пояска Каспари. Он не нашел и плазмодесм в пояске Каспари и в связи с этим высказался против предположения F. Scott (1963) о значении плазмодесм для сцепления плазмалеммы и клеточной оболочки в месте пояска Каспари. Bonnett (1968) предполо-

жил, что только взаимодействие между гидрофобными компонентами плазмалеммы и гидрофобными веществами, пропитывающими клеточную стенку в районе пояска Каспари, обусловливает сцепление плазмалеммы и оболочки. По-видимому, это мнение вполне справедливо, однако остается открытым вопрос о причинах и механизме локального изменения клеточной стенки в процессе формирования пояска Каспари. В работах М. Ф. Даниловой, Е. Ю. Стамболцян (1969) и Е. Ю. Стамболцян (1972) было подтверждено на ряде объектов (*Lycopersicon esculentum*, *Raphanus sativus*, *Triticum aestivum*) наблюдение Scott (1963) о наличии плазмодесм в клеточных стенках проэндодермы по ходу будущих поясков Каспари. Также и у *Clivia miniata* в проэндодерме плазмодесмы располагаются регулярно на радиальных стенках, включая и участки, подвергающиеся впоследствии трансформации. Однако в ходе самого процесса формирования пояска Каспари плазмодесмы исчезают и способ их деградации пока не ясен. В связи с тем, что в зрелой эндодерме плазмодесмы в районе пояска Каспари отсутствуют, они, безусловно, не играют той роли, которая им приписывалась Scott, т. е. они не могут удерживать плазмалемму вблизи клеточной стенки. Однако может быть не совсем правильно полностью игнорировать плазмодесмы при обсуждении хода самого процесса формирования пояска Каспари. Различными методами установлено, что поясок Каспари импрегнирован лигнином и жирными кислотами (Scott, Peterson, 1979b). Сам процесс импрегнации клеточной оболочки липофильными веществами отличается по своему механизму от их суберинизации на второй стадии развития эндодермы (Данилова, 1974). Что же касается источника липофильных веществ для импрегнации пояска Каспари, то могут быть рассмотрены две возможности: 1) превращение липидов мембран в смесь ненасыщенных свободных жирных кислот и фенольных соединений и 2) секреция липидов в местах контакта клеточной оболочки и плазмалеммы. В первом случае источником липидов могут быть плазмодесмы и плазмалемма, прилегающая к пояску Каспари и частично разрушающаяся в процессе его формирования и восстанавливающаяся за счет липидов и белков, подводимых к плазмалемме ЭР. Контакт плазмалеммы с клеточной оболочкой за счет плазмодесм, регулярно расположенных вдоль будущего пояска Каспари, имеет здесь большое значение. Интенсивное развитие агранулярных трубочек в клетках эндодермы отмечено нами у *C. miniata* на стадии формирования пояска Каспари.

Во втором случае липиды накапливаются в клеточной оболочке (в месте пояска Каспари) за счет секреции из контактирующих с плазмалеммой агранулярных элементов ЭР. В обоих случаях отмеченная нами в эндодерме *C. miniata* активизация агранулярного ЭР может иметь значение для формирования пояска Каспари. Участие агранулярного ЭР в синтезе фенольных соединений и суберина отмечалось ранее (Watteodorff, 1974; Васильев, 1977). F. Amelunxen и G. Gronau (1969) указывали также на то, что фенолы аккумулируются в пузырьках Гольджи.

Несмотря на принципиальное сходство развития эндодермы, особенно на первой стадии, у корней всех групп растений все же, по-видимому, есть некоторые особенности, специфические для вида или целой группы растений. В частности, у *C. miniata* в отличие от ряда других изученных видов отчетливо выделяется этап развития пояска Каспари, предшествующий импрегнации его липидными веществами. Этот этап характеризуется некоторым набуханием соответствующего пояску участка клеточной стенки и ее разрыхлением и одновременно с этим заметной активизацией аппарата Гольджи.

Наблюдение последовательных этапов развития эндодермы у *C. miniata* позволяет предложить следующее схематическое представление об участии клеточных органелл в формировании пояска Каспари: на стадии вакуолизации и роста клеток эндодермы наибольший вклад в формирование клеточной стенки вносит аппарат Гольджи и гранулярный ЭР; на стадии локальной импрегнации клеточной оболочки гидрофобными веществами (т. е. собственно формирования пояска Каспари) более активное участие в этом процессе принимает агранулярный ЭР, который может непосредственно секретировать липофильные вещества в клеточную стенку; другим источником липофильных веществ могут быть липидные компоненты плазмалеммы и плазмодесм, трансформирующиеся в процессе формирования пояска Каспари.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с. — *Данилова М. Ф.* Структурные основы поглощения веществ корнем. — Л.: Наука, 1974. 208 с. — *Данилова М. Ф., Стамболцян Е. Ю.* О структуре «пояска Каспари» (к вопросу о барьерной функции эндодермы). — Бот. журн., 1969, т. 54, № 8, с. 1288—1291. — *Стамболцян Е. Ю.* Структура и возможное функциональное значение эндодермы в корне: — Автореф. дис... канд. биол. наук. Л., 1971. 20 с. — *Стамболцян Е. Ю.* Симпластические связи эндодермы в корне проростка томата и пшеницы. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 6. с. 607—614. — *Amelunxen F., Gronau G.* Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Ölzellen von *Acorus calamus* L. — Z. Pflanzenphysiol., 1969, Bd 60, Hf 2, S. 156—168. — *Bonnett H. T.* The root endodermis: fine structure and function. — J. Cell Biol., 1968, vol. 37, N 1, p. 199—205. — *Guttenberg H., von.* Die Physiologischen Scheiden. — Handbuch der Pflanzenanatomie, Berlin, 1943, Abt. I, Theil 2, 5, S. 1—42. — *Falk H.* Beiträge zur Ultrahistologie der Wurzelspitze bei *Allium cepa.* — Protoplasma, 1962, vol. 55, N 2, p. 237—254. — *Falk H., Sitte P.* Untersuchungen am Casparystreifen. — European regional conference on electron microscopy, Delft, 1961, vol. 2, p. 1063—1066. — *Falk H., Sitte P.* Zellfeinbau by Plasmolyse. I. Der Feinbau der Elodea — Blattzellen. — Protoplasma, 1963, vol. 57, N 1—4, p. 290—303. — *Haas D. L., Carothers Z. B.* Some ultrastructure observations on endodermal cell development in *Zea mays* roots. — Amer. J. Bot., 1975, vol. 62, N 4, p. 336—348. — *Heimsch Ch.* Development of vascular tissues in barley roots. — Amer. J. Bot., 1951, vol. 38, N 7, p. 523—537. — *Kroemer K.* Wurzelhaube. Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. — Biblioth. Botanica, 1903, Bd 59, S. 1—151. — *Mager H.* Beiträge zur Kenntnis der primären Wurzelrinde. — Planta, 1932, Bd 6, Hf 4, S. 666—708. — *Priestley J. H., Radcliffe F. M.* A study of the endodermis in the *Filicineae.* — New Phytol., 1924, vol. 21, N 2, p. 113—139. — *Robards A. W., Jackson S. M., Clarkson D. T., Sanderson J.* The structure of barley roots in relation to transport of ions into the stele. — Protoplasma, 1973, vol. 77, N 2—3, p. 291—313. — *Scott F. M.* Root hair zone of soil-grown roots. — Nature, 1963, vol. 99, N 4897, p. 1009—1010. — *Scott M. G., Peterson R. L.* The root endodermis in *Ranunculus acris.* I. Structure and ontogeny. — Canad. J. Bot., 1979a, vol. 57, N 9, p. 1040—1062. — *Scott M. G., Peterson R. L.* The root endodermis in *Ranunculus acris.* II. Histochemistry of the endodermis of phenolic compounds in roots. — Canad. J. Bot., 1979b, vol. 57, N 9, p. 1063—1077. — *Van Fleet D. S.* Histochemistry and function of the endodermis. — Bot. Rev., 1961, vol. 27, N 2, p. 165—220. — *Wattendorff J.* Ultrahistochemical reactions of the suberized cell wall in *Acorus, Acacia* and *Larix.* — Z. Pflanzenphysiol., 1974, Bd 73, Hf 3, p. 214—222.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 17 II 1984.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.645)

В. Ю. Баркалов

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

V. YU. BARKALOV. NEW AND RARE SPECIES OF VASCULAR PLANTS FROM THE KURILE ISLANDS

Дано описание нового вида из рода *Betula* — *B. paramushirensis*, подтверждена видовая самостоятельность *Platanthera ditmariana* и *Erigeron sachalinensis*, а также приведен перечень новых и редких видов сосудистых растений во флоре Курильских островов.

Проведенные исследования на северных Курильских островах в течение трех лет (1978 и 1979 гг. — острова Шумшу и Парамушир, 1981 г. — острова Атласова, Парамушир и Онекотан) и просмотр гербарного материала, хранящегося в основных гербариях страны (LE, MHA, WILR, VLA), позволили внести некоторые дополнения к количественному составу флоры Курил, а также пересмотреть границы распространения отдельных видов в пределах островов. В результате этих исследований мы обнаружили новый для науки вид березы, новый для флоры СССР вид *Platanthera chorisiana* и ряд видов, новых для той или иной части исследованного района, подтвердили видовую самостоятельность *Platanthera ditmariana* и *Erigeron sachalinensis*.

Betula paramushirensis Barkalov sp. nov. — Frutex ad 1.3 m altus, cortice fuscidulo. Rami juveniles dense breviter pilosi, punctato-glandulosi. Gemmae acutato-ovoideae, squamis margine ciliatis. Folia triangularia, late subovata, ad 4.5 cm longa, 3.5 cm lata, basi truncata vel subrotundata, margine indistincte biserrata, nervis lateralibus sexjugis, supra secus nervos pilosiuscula, flavido-viridia, petiolis 0.5—1.5 cm longis breviter pilosis. Amenta feminea 2.5—3.0 cm longa, 1.3 cm lata, erecta, stipitata, stipite piloso ad 1 cm longo. Bracteae trilobatae, 4.5—5.5 mm longae, 3.5—4.5 mm latae, lobis lateralibus sursum directis, rotundatis, margine longe ciliatis, medio lateralibus sesqui-duplo longiore sed eis aequilato. Nuculae 2.3—2.7 mm longae, 1.7—2 mm latae, subobovatae, superne pilosae, alis nucula sesqui-duplo angustioribus, deorsum obliquis (fig. 1, 2).

Typus: Insulae Kurilenses, insula Paramushir, vallis fl. Savushkina, in Pinetis pumilosis paludosis ad marginem paludis fruticuloso-caricosae, 27 VIII 1979, V. Ju. Barkalov (LE, isotypus — VLA).

Affinitas. Species nostra *B. ermanii* Cham. affinis est, a qua structura bractearum et nucularum forma differt.

Кустарник до 1.3 м выс. с буроватой корой. Молодые побеги густо коротко-опушенные с многочисленными точечными железками. Почки заостренно-яйцевидные, с реснитчатыми чешуйками по краям. Листья треугольные, почти широкояйцевидные, до 4.5 см дл. и 3.5 см шир., с усеченным или слегка округлым основанием, по краю неясно дважды пильчатые, с 6 парами боковых жилок, с верхней стороны по жилкам слабоволосистые, желтовато-зеленые; черешки 0.5—1.5 см дл., короткоопушенные. Женские сережки 2.5—3 см дл. и 1.3 см шир., прямостоячие, на опушенных ножках до 1 см дл. Брактеи трехлопастные, 4.5—5.5 мм дл. и 3.5—4.5 мм шир., с боковыми долями, заходящими за среднюю, вверх направленными, закругленными, по краю с длинными ресничками, средняя в 1.5—2 раза превышает боковые по длине и почти равна им по ширине. Орешки 2.3—2.7 мм дл. и 1.7—2 мм шир., почти обратнояйцевидные, в верхней части



Рис. 1. *Betula paramushirensis* — новый для науки вид.

волосистые; крылья почти в 1.5—2 раза уже орешка, скошенные книзу (рис. 1, 2).

Тип: Курильские острова, о. Парамушир, долина р. Савушкина, среди заболоченных зарослей кедрового стланика по краю кустарничково-осокового болота, 27 VIII 1979, В. Ю. Баркалов (LE; изотип — VLA).

Родство. Близок к *B. ermanii* Cham., от которого отличается строением брактей и формой орешков.

Произрастает среди заболоченных зарослей кедрового стланика по краю кустарничково-осокового болота в сообществе с *Allium ochotensis* и *Carex rhynchophysa*, образуя большие группы.

Этот вид первоначально нами был отнесен к *Betula ermanii* Cham.×*B. exilis* Sukacz. (Баркалов, 1980). По некоторым морфологическим чертам и экологии *B. paramushirensis* приближается к *B. occidentalis* Hook., произрастающему в западной части Канады и на Аляске (Hultén, 1968; Brayshaw, 1976), и *B. ermanii*, характерному для соседних с Северными Курильскими островами территорий: Камчатки, Средних и Южных Курил. По литературным данным (Kudo, 1922; Hultén, 1927; Воробьев, 1956; Tatewaki, 1957; «Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов», 1974, и др.), для Северных Курил приводится всего один вид березы — *B. exilis* (острова Шумшу и Парамушир). На отсутствие каменной березы в этом районе и на мысе Лопатка (п-ов Камчатка) указывал еще В. Н. Васильев (1946). Мы этот вид также не обнаружили, хотя и проводили тщательный его поиск. Интересно еще то, что на островах Атласова и Онекотан не произрастает ни один из видов березы, а береза тощая редка на Северных Курилах. Во VLA хранится один неплодоносящий экземпляр березы парамуширской, собранный 24 VIII 1953 г. участниками экспедиции Института океанологии АН СССР в южной части о. Парамушир.

Platanthera ditmariana Kom. 1914, Feddes Repert. 13 : 165; Комаров, 1927. Фл. Камч. 1 : 317, табл. 13; Miyabe and Kudo, 1932, Journ. Fac. Agric. Hokkaido

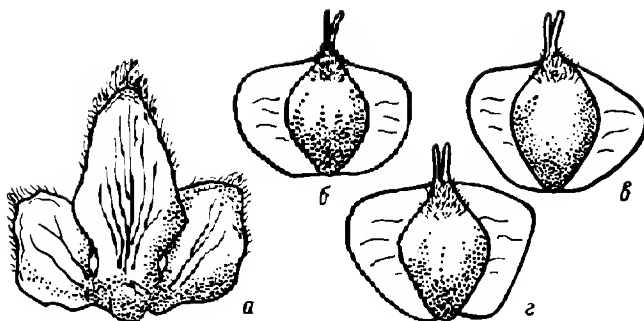


Рис. 2. Генеративные органы *Betula paramushirensis*.

а — кроющая чешуя, ×6.6; *б—г* — орешки, ×6.6.

Univ. 26, 3 : 336. — *Pseudodiphryllum chorisianum* (Cham.) Nevski, 1935, Фл. СССР, 4 : 650, p. p. quoad plantas. — *Plantanthera chorisiana* auct. non Reichenb. fil.: Hultén, 1927, Fl. Kamtsch. 1 : 263; idem, 1937, Fl. Aleut. Isl.: 138, p. p.; Ворошилов, 1966, Фл. советск. Дальн. Вост. : 132.

Растение 20—35 см. выс. Стебель прямой, при основании с двумя бурыми чешуями, узкокрылатый от низбегающих на него черешков листьев. Листья в числе двух, округлые или яйцевидные (2.5—) 4.5—7.5 см дл. и (1.3—) 2.5 см шир., сближенные в средней части стебля, верхний мельче, заостренный, сидячий; основание нижнего листа без ясно выраженного влагалища; в верхней части стебля имеются 1—3 линейно-ланцетных прицветниковидных листа. Соцветие (1.2—) 6—9 см дл.; цветки беловато-зеленые, с линейно- или широколанцетными прицветниками, 1.2—2.2 (3) мм шир., об одной жилке, нижние из которых длиннее цветков; верхний наружный листочек околоцветника 1.9—2.4 мм дл. и 1.2—1.3 мм шир., боковые наружные листочки 2.1—2.6 мм дл. и 1.0—1.3 мм шир., два листочка внутреннего круга 1.6—2.3 мм дл. и 0.6—3.2 мм шир.; губа 2.1—2.3 мм дл. и 1.7—2.0 мм шир., шпора мешковидная, изогнутая, 1.5—2.0 мм дл. и 0.6—0.7 мм шир. (рис. 3, *2*).

Произрастает в зарослях ивы по долинам рек, в зарослях ольховника и лабазника камчатского по склонам гор и морских террас (на Камчатке — в каменноберезниках), массово, и встречается по одному, реже — по два растения вместе.

Географическое распространение. П-ов Камчатка, Курильские острова, о. Сахалин, о. Хоккайдо (Япония).

E. Hultén (1937) этот вид считает высокорослой разновидностью *P. chorisiana* (по сходству цветков), хотя отмечает, что последний в основных признаках отличается от растений, описанных В. Л. Комаровым. Во «Флоре СССР» (1935) С. Н. Невский предложил новую комбинацию *Pseudodiphryllum chorisianum*, в описании прослеживается смешение признаков двух видов. Большинство японских ботаников также не разграничивают эти виды.

Platanthera chorisiana распространен в основном на американском материке (Аляска и Алеутские острова) и лишь частично заходит в Азию (Северные Курилы и северная часть Японии). Этот вид ранее не указывался для флоры СССР, впервые его собрала Ю. А. Доронина в июле 1972 г. в окрестностях Северо-Курильска (о. Парамушир), но определила его неверно. Считаем целесообразным дать полное описание этого вида и привести его местонахождения.

P. chorisiana (Cham.) Reichenb. fil. 1851, Ic. Fl. Germ. 13—14 : 162; Miyabe and Kudo, 1932, Journ. Fac. Agric. Hokkaido Univ. 26, 3 : 336; Hultén, 1937, Fl. Aleut. Isl.: 138, p. p. — *P. borealikurilensis* Barkalov, 1981, Автореф. канд. дис.: 11, nom. invalid.

Растение 9—20 см выс. Стебель прямой, при основании с двумя светло-коричневыми притупленными чешуями, гладкий. Листья в числе двух, сближенные в нижней части стебля, реже расставленные, но нижний лист всегда сдвинут к основанию стебля, яйцевидные или округло-яйцевидные, 2.0—3.5(—5.5) см дл. и 0.7—2.8 см шир., верхний обычно заостренный, нижний — с закругленной

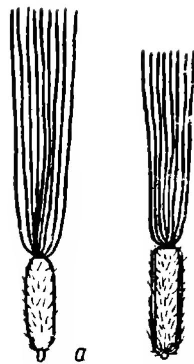


Рис. 3. *Platanthera chorisiana* (*1*) и *P. ditmariana* (*2*).
а — растение (²/₃ от нат. вел.), *б* — цветок.

верхушкой, его основание переходит в расширенное, перепончатое, светло-коричневое, замкнутое влагалище до 1.3 см дл.; в верхней части один, очень редко два линейно-ланцетных прицветниковидных листа. Соцветие 2—5 см дл.; цветки зеленоватые, с заостренно-яйцевидными прицветниками 1.6—2.8 (—3.0) мм шир., из которых нижние длиннее цветков и чаще о трех жилках; верхний наружный листочек околоцветника 1.3—1.9 мм дл. и 0.7—1.4 мм шир., боковые наружные листочки 1.9—2.1 мм дл. и 0.7—1.0 мм шир., два листочка внутреннего круга 1.3—1.7 мм дл. и 0.9—1.3 мм шир.; губа 1.3—1.7 мм дл. и 1.2—1.7 мм шир., шпора слегка мешковидная, изогнутая, 1.0 мм дл. и 0.4 мм шир. (рис. 3, *1*).

Произрастает на разнотравных лужайках по склону морской террасы, вблизи снежников, совместно с *Geranium erianthum*, *Parageum calthifolium*, *Solidago kurilensis*, *Arnica unalaschcensis* и другими видами, реже — на осоково-моховых

Рис. 4. Семянки *Erigeron kamtschaticus* (*а*) и *E. sachalinensis* (*б*), ×3.4.



болотах и вулканических шлаковых полях, массово, растет по (1—)3—6 (—12) растений вместе.

Географическое распространение: Курильские острова, Северная Япония (о. Хоккайдо), северо-западная часть Северной Америки.

Местонахождения вида на Курильских островах: о. Парамушир (сев. часть), окр. г. Северо-Курильска, 25 VII 1978 и 1 IX 1979; о. Парамушир (южн. часть), долина р. Тайна, у подножия вулкана Чикурачки, 27 VII 1979; там же, гора Овальная, в верховье р. Тухарка, 11 VIII 1979; о. Онекотан, окр. оз. Черное, у подножия вулкана Немо, 15 VII 1981.

Несомненно, *P. ditmariana* близок к *P. chorisiana*, но отличается от него габитусом, листорасположением, отсутствием влагалища в основании листьев, более крупными размерами цветка и экологией.

В. П. Бочанцев при обработке рода *Erigeron* L. во «Флоре СССР» (1959 : 266) для *E. kamtschaticus* DC. var. *hirsutus* Fr. Schmidt, описанной с Сахалина, предложил новое название — *E. sachalinensis*. По нашему мнению, в описании вида даны не очень четкие признаки, отличающие его от близкого вида *E. kamtschaticus* и, вероятно, поэтому некоторые ботаники (Ворошилов, 1966; Гурзенков, 1974, и др.) не признали его видовой самостоятельности. Собранный материал, а также наблюдения в природе позволили отчетливо разграничить эти виды.

Erigeron sachalinensis Botsch. — Розеточные листья ланцетные, заостренные, по краю с расставленными зубцами и ширококлиновидным основанием. Стебли под корзинками и корзинки опушены только простыми волосками. Корзинки обычно собраны в щиток. Цветоложе покрыто пленчатыми выростами до 0.5 мм дл. Листочки обвертки корзинок 8—9 мм дл., немного превышают диск. Семянки 2.4 мм дл., оттопыренно-волосистые, по бокам слегка крылатые, на месте прикрепления к цветоложу с сочленением до 0.1 мм дл., в нижней части окруженные пояском неодинаковой длины волосков, с хохолком до 4.5 мм дл. (рис. 4, *б*).

Этот вид приурочен к луговинам морских террас и произрастает на о. Сахалин и Курильских островах. Мы собрали этот вид в следующих пунктах: о. Парамушир, бухта Шелихова (охотское побережье), 18 VII 1979; там же, мыс Каменный (тихоокеанское побережье), 30 VII 1981; о. Атласова, бухта Девятка, 30 VII 1981.

Erigeron kamtschaticus DC. отличается от предыдущего вида розеточными листьями ланцетными, цельнокрайными, с закругленной верхушкой и узко оттянутым основанием. Стебли под корзинками и сами корзинки опушены простыми волосками с примесью мелких железистых волосков. Корзинки расположены в виде кисти. Цветоложе голое, мелкоямчатое. Листочки обверток корзинок немного короче диска или равны ему. Семянки 1.9 мм дл., прижато слабоволосистые, на месте прикрепления к цветоложу с сочленением до 0.2 мм дл., с хохолком более 5 мм дл. (рис. 4, *а*). В целом растение с сизоватым оттенком.

Произрастает на лугах, но чаще приурочено к супралиторали.

Приводим перечень и местонахождения видов, не указанных в литературных источниках (Hultén, 1927—1930; Воробьев, 1956; Tatewaki, 1957; Ворошилов, 1966; «Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов», 1974, и др.), а также редких видов сосудистых растений во флоре исследуемого района. Названия видов даны с учетом свода С. К. Черепанова (1981).[1]

**Potamogeton pectinatus* L. — Онекотан, оз. Черное, вблизи вулкана Немо, в выбросах на берегу, массово, 19 VII 1981.

Hordeum brachyantherum Nevski. — Парамушир, в устье р. Океанской, северо-восточнее горы Речной, на галечниках, массово, 31 VII 1981; там же,

[1] Значками обозначены: * — новые виды для Северных Курил, ** — для Курильских островов, *** — для Сахалинской обл.

в устье р. Перевальной, юго-западнее мыса Рыбачий, на галечниках, большие группы, 1 VIII 1981.

****C. kreczetoviczii* Egor. — Онекотан, верховье р. Банной, севернее оз. Кольцевого, на осоковом болоте, большие группы, 17 VII 1981.

****Carex williamsii* Britt. — Парамушир, бухта Рифовая, долина ручья Рифового, на осоково-моховом болоте, 30 VII 1981.

**Polygonum liaotungense* Kitag. — Парамушир, окр. г. Северо-Курильска, на обочине дороги, массово, 7 VIII 1978.

**Rumex obtusifolius* L. — Парамушир, окр. г. Северо-Курильска, по пустырям у жилья, часто, 30 VII 1978; там же, в устье ручья Утесного, 8 км к югу от Северо-Курильска, на обочине старой дороги, группы, 7 VIII 1978.

****Cerastium arvense* L. — Парамушир, 6 км севернее г. Северо-Курильска, на обочине дороги, группы, 8 IX 1979.

***Cardamine bellidifolia* L. — Парамушир, в устье р. Перевальной, юго-западнее мыса Рыбачий (тихоонеанское побережье), на галечниках, группы, 1 VIII 1981.

**Drosera anglica* Huds. — Парамушир, долина р. Тухарки (тихоокеанское побережье), на осоково-моховом болоте, часто массово, 5 VIII 1981.

**Potentilla matsumurae* Th. Wolf. — Онекотан, хр. Советский, юго-западнее горы Платформа, на щебнисто-глинистых склонах, совместно с *Lagotis glauca*, массово, 15 VII 1981; там же, хр. Заварницкого, гора Крыжановского, щебнисто-глинистые склоны, часто, 17 VII 1981.

****Sanguisorba officinalis* L. — Парамушир, в среднем течении р. Пуйшария (тихоокеанское побережье), на осоково-моховом болоте, массово, 30 VII 1981.

Prunella japonica Makino. — Парамушир, мыс. Непроходимый, на скалистом слабо задернованном склоне у ручья, большая группа, 30 VII 1981; там же, на обочине старой дороги между бывшими поселками Васильевское и Подгорное, массово, 3 VIII 1981.

**Weigela middendorffiana* (Carr.) C. Koch. — Онекотан, мыс Немо, в зарослях ольховника, 13 VII 1981; там же, у подножия горы Верблюд, отдельные кусты, 23 VII 1981.

Aster peregrinus Pursch. — Парамушир, долина р. Тухарки, на осоково-разнотравном сыром лугу, массово, 4 VIII 1981.

**Leucanthemum vulgare* Lam. — Парамушир, окр. г. Северо-Курильска, на сорных местах у жилья, сравнительно редко, ушедшее из культуры, 11 VIII 1981.

Благодарю В. Н. Ворошилова, С. С. Иконникова, Н. С. Пробатову за просмотр и частичное определение гербарного материала и С. С. Харкевича — за помощь в подготовке статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Баркалов В. Ю. Новые для Курильских островов виды сосудистых растений. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1802—1808. — *Баркалов В. Ю.* Сосудистые растения островов Шумшу и Парамушир (Северные Курилы): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Томск, 1981. 26 с. — *Бочанцев В. П.* Род *Erigeron* L. — В кн.: Флора СССР, т. 25. Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 266. — *Васильев В. Н.* Краткий очерк растительности Курильских островов. — Природа, 1946, № 6, с. 40—53. — *Воробьев Д. П.* Материалы к флоре Курильских островов. — В кн.: Тр. ДВФ АН СССР, сер. бот., т. 3 (5). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 3—79. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Гурзенков Н. Н.* Род *Erigeron* L. — В кн.: Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л.: Наука, 1974, с. 304. — *Невский С. А.* Род *Pseudodiphryllum* Nevski. — В кн.: Флора СССР, т. 4. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. с. 649. — *Определитель* высших растений Сахалина и Курильских островов. Л.: Наука, 1974. 372 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Brayshaw T. C.* Catkin bearing plants (*Amentiferae*) of British Columbia. — Occasional papers of the British Columbia Provincial Museum, 1976, vol. 18. 176 p. — *Hultén E.* Flora of Kamtschatka and the adjacent islands, 1—4. — Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl., 1927, vol. 5, N 1, 346 p.; 1928, vol. 5, N 2, 218 p.; 1929, vol. 8, N 3, 213 p.; 1930, vol. 8, N 4. 358 p. — *Hultén E.* Flora of Aleutian islands. Stockholm, 1937. 397 p. — *Hultén E.* Flora of Alaska and neighbouring territories. Standford, 1968. 1008 p. — *Kudo Y.* Flora of island Paramushir. — J. Fac. Agric. Hokkaido Univ., 1922, vol. 11, N 2, p. 23—183. — *Miyabe K.*, *Kudo Y.* Flora of Hokkaido and Saghalien. — J. Fac. Agric. Hokkaido Univ., 1932, vol. 26, pt 3, p. 279—387. — *Tatewaki M.* Geobotanical studies on the Kuriles islands. — Acta Horti Gotoburg., 1957, vol. 21, p. 43—123.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 16 I 1984.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 56 : 581

Н. С. Снигиревская

МЕТОДЫ ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ОКАМЕНЕЛЫХ ТОРФОВ В СРЕДНЕКАРБОНОВЫХ УГЛЯХ ДОНЕЦКОГО БАССЕЙНА

N. S. SNIGIREVSKAYA. A TECHNIQUE FOR PALAEOBOTANICAL STUDIES OF PETRIFIED PEATS IN THE MIDDLE CARBONIFEROUS COALS FROM DONETS BASIN

Приводится обзор методов палеоботанического исследования окаменелых торфов, известных под названием угольных почек, в углях среднего карбона Донецкого бассейна.

Исследование растений, из которых образовались каменные угли Донбасса, сопряжено с большими трудностями, обусловленными сильным преобразованием растительных тканей в процессе углефикации. Как известно, ключом к разгадке их морфологической природы и систематической принадлежности являются остатки растений в окаменелых торфах, широко известных под названием угольных почек («coal balls» в англоязычной литературе). Заключенные в них растения, которые явились исходными и для образования углей, оказываются вполне определимыми.

Методы палеоботанического исследования окаменелых торфов в угольных пластах многих бассейнов мира, в том числе Донбасса, очень разнообразны. С одной стороны, они касаются изготовления препаратов — это методы пленок, шлифов, аншлифов и мацерации, а с другой, — техники их микроскопического исследования и фотографирования с помощью световой (в проходящем и отраженном свете) и электронной (трансмиссионной, ТЭМ, и сканирующей, СЭМ) микроскопии.

Главное место в палеоботанических исследованиях угольных почек принадлежит методу пленок, нередко ошибочно называемому методом реплик.[1] Он широко известен в англоязычной литературе под названием «peel method». Впервые его предложил английский палеоботаник J. Walton (1928), который разработал его для изучения растений в карбонатных окаменелостях, в первую очередь в угольных почках Англии.

Для изготовления пленок Walton применял раствор амилацетата, который он наносил на предварительно пришлифованную протравленную в соляной кислоте, хорошо промытую и высушенную поверхность угольной почки. Амилацетат заполнял все неровности, образовавшиеся в результате протравливания. Высушивание пленок он проводил в течение 10—12 ч в слегка влажной атмосфере, что обеспечивало им большую эластичность. Полученную пленку Walton подрезал по краям ножом, отрывая ее от поверхности вместе с тонким слоем не растворимого в соляной кислоте органического материала, представленного растительными остатками. Затем для очищения пленки от прилипших частичек карбонатного материала, не подвергшегося растворению, он опускал ее на несколько секунд в раствор соляной кислоты.

В нижнюю поверхность полученной таким путем пленки оказывался вмонтированным тонкий анатомический срез через массу растений, замурованных

[1] Под репликой в микроскопии понимают отпечаток поверхности объекта, копирующий детали ее структуры и исследуемый вместо объекта («Большая советская энциклопедия», 1975).

в угольной почке и освобожденных от примеси карбонатного материала. Готовые пленки Walton хранил между двумя стеклами. С полным основанием он считал этот метод очень перспективным для изготовления серийных срезов с окаменелых образцов, позволяющим восстановить строение как отдельных органов и тканей, так и целых растений, послуживших материалом для образования каменных углей.

В том же году метод пленок был освоен известной исследовательницей палеозойских растений S. Leclercq (1928) для изучения угольных почек Бельгии. Она расширила сферу применения этого метода, распространив его также на окремненные образцы окаменелых растений, обрабатывая их вместо соляной плавиковой кислотой.

Со временем метод пленок был значительно усовершенствован как самим Walton, так и другими палеоботаниками, применявшими его для анатомического исследования различных окаменелых остатков растений (Walton, 1930, 1952; Andrews, 1951, 1961; Darrah, 1936, 1952, 1960).

Одновременно метод изготовления пленок был использован палеозоологами. Б. В. Милорадович (1940), который, правда, не упоминал его изобретателя, возможно, не зная о нем, использовал для изготовления препаратов кино- и фотопленку, растворяя ее в эфире или ацетоне. Значительно модифицировали метод пленок R. M. Sternberg и H. F. Bilding (1942), предложив для изучения фауны «сухие пленки» («dry-peel technique»), которые были затем применены также для изучения ископаемых растений (Joy e. a., 1956). Обзор применения метода пленок и его модификаций можно найти в статьях Н. С. Снигиревской (1958), W. N. Stewart и T. N. Taylor (1965) и T. L. Phillips e. a. (1976).

Метод пленок уже на протяжении многих лет успешно применяется для изучения анатомического строения растений в окаменелых торфах (угольных почках) в среднекарбоновых углях Донбасса, а также для исследования других окаменелых растений из отложений различного возраста (Снигиревская, 1977, 1980, 1982). Как известно, особенно хорошей сохранностью характеризуются растительные остатки, пропитанные карбонатом кальции, поэтому для изучения углеобразующих растений наиболее информативными являются карбонатные угольные почки, хотя, как известно, пиритизированные образцы также заслуживают внимания (Andrews, 1951; Snigirevskaya, 1972; Jennings, 1972).

Начало палеоботаническому исследованию окаменелых торфов в угольных почках Донбасса было положено М. Д. Залесским, впервые применившим анатомический метод — изготовление прозрачных шлифов для изучения карбоновых растений (1910а—г, 1913, 1914) из донецких каменных углей. В дальнейшем эти работы были продолжены автором настоящей статьи (см., например, Снигиревская, 1958а, 1964; Snigirevskaya, 1972, Снiгiревська, 1973).

Прежде чем приступить к изготовлению пленок, рекомендуется тщательно изучить образцы угольных почек с поверхности. Их следует окунуть на 20—30 с в 5%-ный раствор соляной кислоты, промыть и высушить, чтобы более четко выявить на поверхности заключенные в них остатки. Если видны отдельные окаменелые растения, иногда имеющие одновременно вид отпечатков, то они могут быть изучены сначала с помощью серии сухих пленок, изготовленных без пришлифовки непосредственно с поверхности образца путем многократного протравливания и промывания перед нанесением на него очередной порции растворителя. Полученные таким образом пленки оказываются неровными, но их отдельные участки вполне пригодны для изучения и фотографирования.

Если никаких определенных растений на поверхности не выявлено, срезы предпочтительно начать с вертикальных, т. е. перпендикулярных к плоскости наслоения остатков, что, как правило, позволяет получить поперечные срезы растений и предварительно определить их систематическую принадлежность. Поперечные срезы обозначаются латинской буквой *a*. Последующие срезы обычно делают в двух перпендикулярных плоскостях, чтобы получить продольные — радиальный и тангентальный — срезы, соответственно обозначаемые латинскими буквами *b* и *c*. Традиционно углепетрографические исследования ведутся только на вертикальных срезах, хотя в свете результатов палеоботанического изучения угольных почек представляется очень важным

изготовление также горизонтальных срезов, на которых возможно уточнить морфологическую природу и систематическую принадлежность растительных тканей, составляющих непосредственно материнское вещество углей. Первый опыт применения горизонтальных шлифов в углепетрографии, безусловно, говорит о перспективности этого подхода для изучения фитералов (устное сообщение Г. П. Маценко).

Для нумерации препаратов из угольных почек и других окаменелостей было предложено (Снигиревская, 1958 а) на первое место ставить номер коллекции, на второе — через косую черту номер образца, а на третье, также через косую черту, — порядковый номер препарата (пленки или шлифа) с соответствующим буквенным обозначением плоскости среза. При этом порядковые номера срезов в определенной плоскости сохраняют свою независимую последовательность. Например, номер 862/3/5а означает, что препарат принадлежит коллекции 862, образцу 3 и является пятым поперечным срезом объекта.

Ниже в суммированном и несколько модифицированном виде излагается методика «сухих пленок» (Joy e. a., 1956), которая применяется при изучении угольных почек и других образцов окаменелых растений Донбасса с использованием материалов и реактивов, доступных в нашей стране. Избранный образец следует пришлифовать (лучше отполировать), затем обработать соляной кислотой (концентрация и время травления подбираются в зависимости от объекта исследования). Как показал опыт, наиболее удачные пленки с карбонатных образцов получаются при травлении их в 5%-ном растворе соляной кислоты в течение 20—30 с. Небольшие образцы можно протравливать, нанося кислоту непосредственно на отшлифованную поверхность. После протравливания образец необходимо тщательно промыть, опуская его в сосуд с проточной водой, или, что менее желательно, помещая его под слабую струю воды из-под крана, и высушить в вытяжном шкафу. Для ускорения высыхания образец следует обрабатывать 96%-ным спиртом.

Для получения анатомических срезов мы применяли негорючую, 0.07 мм толщины, триацетатную пленку, растворимую в метиленхлориде, или хлористом метилене (CH_2Cl_2), выпускаемую кинофабриками нашей страны в качестве электроизоляционного материала. Заранее подготовленный кусок пленки нужной величины следует приложить к месту наибольшего скопления растворителя, предварительно нанесенного на отшлифованную поверхность образца, и осторожно пригладить пальцем. Растворясь, пленка иногда морщится, но по высыхании обычно распрямляется. По трещинам могут пойти пузырьки воздуха, легкими движениями их следует выжимать из-под нее, выгоняя к краю пленки. Высыхание в вытяжном шкафу длится, как правило, 20—30 мин, но на образце пленку рекомендуется оставлять по крайней мере в течение 1 ч, чтобы последующую усушку вне его свести к минимуму. Высохшую пленку сдирают с поверхности, подрезают и нумеруют. Phillips e. a. (1976) рекомендуют с одной и той же поверхности делать последовательно две пленки. Для очищения пленки от приставшего к ней кальцита те же авторы рекомендуют опустить ее, как это в свое время делал и Walton (1928), на 20-мин в 10%-ный раствор соляной кислоты, в котором в случае необходимости пленки могут быть оставлены на несколько часов. Затем пленку необходимо промыть в воде, высушить с помощью промокательной бумаги. Чтобы избежать деформации, пленку помещают между двумя листами бумаги (желательно пористой) и оставляют в ней на 2 сут для окончательного высыхания. Время высыхания может быть сокращено до 24 ч, если пленки сушат при температуре 42° (Phillips e. a., 1976).

Было показано, что пленки испытывают сокращение в величине в результате усушки, продолжающейся обычно в течение длительного времени (Joy e. a., 1956). Сушка заканчивается в основном в течение первых 48 ч после снятия пленки, а затем идет очень медленно. Как подсчитали Joy с соавторами, пленка, высушенная на образце в течение приблизительно 2 ч при комнатной температуре или в течение 30 мин при 34 °С, в результате последующего испарения сокращается всего лишь на 1%, что практически не отражается на ее качестве.

Метод целлюлозных пленок непригоден для значительно или полностью пиритизированных образцов, очень часто встречающихся в углях как Донецкого, так и зарубежных угольных бассейнов. В этом случае рекомендуется применять

поливинилхлоридные пленки (Jennings, 1972). При этом полированную поверхность образца протравливают в концентрированной азотной кислоте при 70 °С под тягой в течение 60—90 с. Нейтрализацию кислоты проводят щелочью в течение 1—2 мин. Затем образец обрабатывают в концентрированной соляной кислоте для устранения коричневых гидроокислов железа, после чего помещают в разбавленный раствор (приблизительно 5—10%) NH_4OH и далее в насыщенный раствор щавелевой кислоты. После этого образец тщательно промывают в воде и высушивают в печи. Используют готовую пленку или раствор поливинилхлорида в этилметилкетоне (2-бутаноне). По крайней мере в течение 24 ч пленку высушивают. Через 3—4 дня происходит ее полное высыхание, и она оказывается устойчивой к концентрированной азотной кислоте, в которую ее опускают для устранения прилипших к ней нерастворившихся частичек пирита или марказита.

Как уже упоминалось, приготовленная пленка несет на нижней стороне впаянный в нее тонкий анатомический срез (см. рисунок — вклейка). Она окрашена за счет приставшей органики, в том числе включающей клеточные стенки и органеллы. Однако для изучения внутриклеточных структур лучше использовать тонкие двоякополированные шлифы.

Разные исследователи хранят пленки по-разному. Наиболее удобно хранить их в конвертах. Отдельные небольшие куски для детального микроскопического исследования можно заливать в бальзам или эпоксидную смолу, накрывая их покровными стеклами. S. P. Chitaley (1965) рекомендует хранить как пленки, так и шлифы между двумя пластинками из эластичного прозрачного пластика, что обеспечивает, по мнению автора, удобство в изучении срезов с обеих сторон в проходящем свете и гарантирует безопасность их хранения и транспортировки.

Несмотря на широкое применение метода пленок, в практике палеоботанического исследования окаменелых торфов во многих случаях до сих пор прибегают к традиционному методу изготовления тонких прозрачных шлифов (см. рисунок, *3*, *4*). Первое использование этого метода для анатомического изучения ископаемых растений связано с именем английского ученого H. Witham (1833). На протяжении 100 лет метод шлифов был единственным известным методом исследования внутреннего строения окаменелых растений, в том числе сохранившихся в углях (Stopes, Watson, 1908; Залесский, 1910б; Andrews, 1951; Phillips e. a., 1976). Как уже упоминалось, первым для изучения угольных почек Донбасса его применил Залесский (1910а), ознакомившись с этим методом в Англии. Первые шлифы из них были сделаны для Залесского известным в то время английским петрологом J. Lomax, который вместе с сыном организовал в Болтоне «палеоботаническую компанию», продавая за небольшую плату шлифы из угольных почек и окаменелостей ископаемых растений Англии. Эта компания пользовалась большой популярностью у палеоботаников и геологов. Несколько препаратов Ломакса приобрел и Залесский; некоторые из них хранятся в настоящее время в лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде.

С помощью шлифов обычно изучают также частично минерализованные древесины, часто встречающиеся в донецких угольных почках, и внутриклеточные органеллы, нередко идеально сохранившиеся в клетках мезофилла листьев, ткани гаметофитов, в спорах и пыльце высших растений, а также в спорах грибов, наблюдаемых в тканях различных органов многих болотных растений карбона. Кроме того, в ряде случаев, как уже отмечали Phillips с соавторами (1976), с помощью шлифов приходится исследовать недостаточно хорошо сохранившиеся растительные остатки в угольных почках, которые не могут быть изучены с помощью пленок.

Для микроскопического исследования отдельных изолированных структур, например пор трахеид, сосудов, паренхимных клеток древесинных лучей, оболочек спор и пыльцы, применяют методику мацерации. Для этого отобранные мелкие кусочки карбонатных угольных почек обрабатывают 5—10%-ным раствором соляной кислоты, затем получившийся осадок промывают и высушивают.

При этом для извлечения спор из спорангиев, обнаруженных на срезе или поверхности угольной почки, рекомендуется прибегать к методу так называемых парафиновых колодцев («paraffin well technique» — Phillips e. a., 1976).

В применении к отшлифованной поверхности образца он заключается в том, что в высушенной, но еще находящейся на поверхности образца пленке над спорангием или группой спор, представляющих интерес, вырезается окошечко, через которое производится мацерация. Однако прежде чем к ней приступить, из керамической глины делают обратноконическую пробку около 2 см высотой, соответствующую величине окошечка, с помощью которой сначала оно плотно закрывается. Затем вокруг пробки, отступя от нее на расстояние около 2 см, из той же глины делают колодец, несколько более низкий, чем пробка. В пространство между колодцем и пробкой наливают расплавленный парафин на глубину приблизительно 1 см. После того как парафин застыл, пробку и колодец из глины следует убрать, в в парафиновый колодец налить 10%-ную соляную кислоту для осуществления мацерации. Время мацерации определяется путем периодического просмотра под микроскопом на предметном стекле капли кислоты со взвешенными в ней спорами. Выделение спор из кислоты осуществляют или с помощью центрифугирования при многократном промывании или путем выпаривания кислоты без нагревания (Phillips e. a., 1976). Прежде чем помещать полученные зерна под покровное стекло, необходимо провести их обезвоживание, последовательно выдерживая их по несколько минут в 50%-, дважды — в 96%-ном и однократно в абсолютном спирте, затем в смеси абсолютного спирта и ксилола (1 : 1) и, наконец, в чистом ксилоле, после чего капля ксилола со взвешенными в ней спорами помещается на предметное стекло.

Для изучения под световым микроскопом выделенные объекты обычно помещаются в желатин-глицерин, бальзам или эпоксидную смолу под покровное стекло.

Сохранившие эластичность отмацерированные ткани и споры можно резать с помощью ультрамикротома. Полученные полутонкие (0.5—2 мкм толщиной) срезы доступны для изучения в световом микроскопе, а ультратонкие (5—100 нм) — в ТЭМ.

Фотографирование пленок и мацерированных объектов могут быть осуществлены в отраженном свете при малых увеличениях, например с помощью фотомикронасадок ФМН-2, или ФМЗ-14 для зеркального фотоаппарата типа «Зенит», а при больших увеличениях — с помощью микрофотонасадки в микроскопе Vertival, выпускаемом в ГДР фирмой К. Цейсс (Шенфельд, Шторх, 1979). Что же касается съемки в проходящем свете, особенно при больших увеличениях, то наиболее удовлетворительные результаты получаются при фотографировании с помощью микрофотонасадки к микроскопу Amplival, также выпускаемой в ГДР.

Для изучения и фотографирования с помощью СЭМ объекты, выделенные из угольных почек путем мацерации в соляной кислоте, до напыления необходимо обработать в этилендиаминтетрауксусной кислоте в течение 3—5 мин для устранения солей кальция, загрязняющих клетки (Cichan e. a., 1981), а затем промыть и высушить. Исследуемый материал монтируют или в капле воды на кусочек хорошо проявленной прозрачной фотопленки (Kaiser, 1968) или двояколипкой ленты, или приклеивают с помощью различных типов клея — проводящего серебряного клея, клея «Момент» или БФ-2 непосредственно на столик (объект-держатель). Взвешенные в воде и помещенные на поверхность эмульсии, они по мере высыхания жидкости оказываются прочно приклеенными к пленке. Метод монтирования на фотопленке был предложен палеопалинологом H. Kaiser (1968) для изучения в СЭМ спор и пыльцы. Он рекомендовал кусок фотопленки вырезать по форме столика и нанести по ее краю шкалу, а в центре — крестик для регистрации положения объекта. Препараты с мацерированными объектами, смонтированными на фотопленке, оказываются пригодными также для изучения с применением масляной иммерсии в световом микроскопе будучи перевернутыми обратной стороной, а также сохраняются для последующего исследовании. Однако при малых размерах объектов, требующих больших увеличений, этот способ оказывается непригодным из-за того, что горючая фотопленка начинает плавиться и объекты сгорают, поэтому рекомендуется использовать негорючую пленку.

При необходимости получении срочных снимков (без негативов) фотографирование в СЭМ может производиться на позитивную поляроидную пленку,

а для получения негативов обычно используют роликовые приставки для узкой и широкой пленок. Для всех зарубежных моделей СЭМ вполне пригодны черно-белые пленки, выпускаемые отечественной промышленностью. Например, с помощью японской модели микроскопа JSM-35C наиболее удобно производить съемку на широкую черно-белую пленку чувствительностью в 65 ед. ГОСТ.

Стереоскопический эффект в изображении по существу делает микрофотографию[2] самостоятельным объектом исследования (Снигиревская, 1971). W. Riegel (1968) к числу недостатков СЭМ относил то, что такие важные диагностические признаки, как толщина экзины, наличие или отсутствие центрального тела, не могут быть изучены с помощью этого типа микроскопа. Как известно, последующие исследования показали возможность применения СЭМ для исследования оболочки мега- и микроспор также на срезах и разломах (Снігіревська, 1973; Taylor e. a., 1980).

Помимо отмацерированного материала, в СЭМ могут быть изучены объекты, ранее вмонтированные в целлюлозные пленки (см. рисунок). Для исследования спор и пыльцы их рекомендуют извлекать путем растворения из пленок и монтировать на поверхности специальных фильтров («fluoropore filter» — Daghlian, Taylor, 1978).

Для получения четкого изображения на экране кинескопа объекты обычно напыляют золотом, реже — алюминием. Покрытие не должно маскировать ультрамикроскопические детали поверхностной орнаментации. В случае, если напыленный объект представляет интерес для последующих исследований, золотая пленка может быть снята с объекта с помощью концентрированной соляной кислоты (Cichan e. a., 1981).

До недавнего времени изучение микроскопического и ультрамикроскопического строения поверхности разных, особенно сферических объектов было одной из наиболее трудных задач морфологии растений. Известно, что в проходящем свете многие структуры маскируются в результате наложения элементов внутренней и наружной орнаментации, а также нередко оказываются недоступными для изучения в световом микроскопе из-за небольшой глубины резкости его оптической системы или из-за формы сохранности вымерших объектов, например их сильной пиритизации или углефикации (Riegel, 1968). СЭМ дает возможность изучать поверхностную структуру любого объекта, независимо от степени ее сложности, например ископаемых спор и пыльцы высших растений, пор элементов ксилемы, одноклеточных водорослей, спор грибов, копролитов животных в тканях растений из угольных почек и пр. СЭМ позволяет не только интерпретировать уже наблюдаемые при светооптических исследованиях поверхностные и анатомические структуры ископаемых объектов, но также вскрывает новые не известные ранее детали в их строении. Эти детали нередко имеют таксономическое значение и могут быть введены в диагнозы родов и видов, что значительно повышает точность определения, например дисперсных спор и пыльцы, и расширяет возможности их сопоставления. Часто именно из-за недостаточной охарактеризованности поверхностной структуры особенно мелкие споры и пыльца или выпадают из поля зрения специалистов, или условно объединяются в один формальный таксон. Публикации как европейских, так и американских палеоботаников убедительно показали перспективность применения СЭМ для изучения ископаемых объектов, в том числе растительных остатков в угольных почках (Hay, Sandberg, 1967; Taylor, Eggert, 1969; Millay, Taylor, 1974; Снигиревская, 1971; Снігіревська, 1973; Brack, Taylor, 1972; Taylor, 1973, 1974; Phillips, 1980; Phillips e. a., 1976).

Техника обработки — проводки и заливки ископаемых объектов — для изучения в ТЭМ может быть различной, и разные авторы приводят свои варианты методики, в равной степени пригодные также для растений, выделенных из угольных почек (Pettitt, Chaloner, 1964; Kempf, 1971; Taylor, 1973; Taylor e. a., 1980; Brack-Hanes, 1981 и др.). Методика, примененная для исследования угольных почек Донбасса (Снігіревська, 1973), была предложена Е. С. Сниги-

---

[2] Некоторые исследователи (например, Tryon, Lugardon, 1978) предпочитают называть ее микрографией, хотя изображение, с которым мы имеем дело, получено фотографическим путем с экрана кинескопа.

ревской. Отмацерированные в 10%-ной соляной кислоте, промытые и высушенные объекты (споры клинолистов и пыльца кордаитов) в течение 2 ч 45 мин фиксировали в 0.61%-ном растворе $KMnO_4$ на веронал-ацетатном буфере при комнатной температуре. Некоторые авторы предпочитают использовать 5%- (Gastaldo, 1981) или 1%-ный раствор перманганата калия (Tryon, Lugardon, 1978), в последнем случае фиксируя объект в течение 1 ч. Иногда прежде чем проводить окрашивание, некоторые исследователи обрабатывали отмацерированные в соляной кислоте объекты 40%-ной плавиковой кислотой (Kempf, 1971) в течение 20 ч или 12%-ной в течение 12 ч (Taylor, 1973).

Дегидратация донецкого материала проводилась путем его обработки этиловым спиртом с постепенным повышением его концентрации от 40 до 100% через 15—20 мин на 10%. Абсолютного спирта было две смены по 0.5 ч каждая. Затем обезвоженный осадок был перенесен в смесь абсолютного спирта с аралдитом СУ-212 в смеси с отвердителем ВУ-964 на 10 ч. Далее на 6 сут объект помещали в аралдит без ускорителя (ДМП-30) и на 1 сут в аралдит с ускорителем. В несколько ином варианте, но без принципиальных отличий дегидратацию вели другие авторы в этиловом спирте (например, Kempf, 1971).

Пропитку донецких материалов производили в аралдите при комнатной температуре. Другие авторы примеияли или бутил/метилметакрилат в отношении 1 : 9, содержащий 1% перекиси бензоила (Kempf, 1971), или среду Спарра (Spurr, 1969; Taylor, 1973; Taylor e. a., 1980; Brack-Hanes, 1981), или эпон (Millay, Taylor, 1974; Tryon, Lugardon, 1978; Gastaldo, 1981). Для улучшения пропитки некоторые авторы использовали окись пропилена (например, Taylor, 1973). Блок аралдита с заключенным в нем объектом помещали в термостат при 37° на 3 сут, потом при 45° — на 1 сут, 60° — 2 сут. Резку блока производили на ультрамикротоме LKB-III. Срезы контрастировали на сетке растворами уранилацетата и цитрата свинца. Taylor (1973; Taylor et al., 1980) использовал как 5%-, так и 2%-ный водный раствор уранилацетата в течение 20 мин.

Приношу свою глубокую благодарность Е. С. Снигиревской за помощь в электронно-микроскопических исследованиях растений в карбоновых углях Донбасса.

ЛИТЕРАТУРА

Большая советская энциклопедия. 3-ье изд., т. 22. М.: Сов. энциклопедия, 1975, с. 101. — *Залесский М. Д.* О донецких известковых почках (coal balls) в угольных пластах. — Изв. О-ва исслед. прир. Орловск. губ., 1910а, вып. 2, с. 71—77. — *Залесский М. Д.* О нахождении в одной из пород под известняком $S(J_3)$ общего разреза донецких каменноугольных отложений растительных остатков с сохраненным строением. — Изв. Акад. наук, 1910б, VI сер., т. 6, с. 447—449. — *Залесский М. Д.* Об открытии известковых конкреций, известных как угольные почки, в одном из угольных пластов в каменноугольных отложениях Донецкого бассейна. — Изв. Акад. наук, 1910в, сер. VI, т. 6, с. 477—480. — *Залесский М. Д.* Палеоботаническая экскурсия в Англию. — Изв. Геол. ком., 1910г, т. 29, с. 697—713. — *Залесский М. Д.* Анатомия *Lepidodendron dichotomum* Sternb. — Изв. О-ва исслед. прир. Орловск. губ., 1913а, вып. 23, с. 97—99. — *Залесский М. Д.* Очерк по вопросу образования угля. Петроград: Изд-во геол. ком., 1914. 94 с. — *Милорадович Б.В.* Изучение микростроения палеонтологических объектов методом целлюлоидных отпечатков. — Изв. АН СССР, сер. геол., 1940, т. 4, с. 171—175. — *Снигиревская Н. С.* Анатомическое изучение остатков листьев (филлоидов) некоторых ликопсид в угольных почках Донбасса. — Бот. журн., 1958а, т. 43, № 1, с. 106—112. — *Снигиревская Н. С.* О новом ускоренном методе пленочных оттисков в палеоботанике. — Бот. журн., 1958б, т. 43, № 4, с. 527—528. — *Снигиревская Н. С.* Анатомическое изучение растительных остатков из угольных почек Донбасса. Семейство *Lepidodendraceae*. — Тр. БИН АН СССР, 1964, сер. VIII, вып. 5, с. 5—38. — *Снигиревская Н. С.* Применение сканирующего электронного микроскопа в ботанике. — Бот. журн., 1971, т. 10, № 4, с. 549—558. — *Снігіревська Н. С.* Деякі аспекти палеоботанічного вивчення вугільних стяжінь Донецького басейну. — В кн.: Республ. міжвід. зб.: Викопні фауна і флора України, вып. 1, Київ, Наук. думка, 1973, с. 124—133. — *Снигиревская Н. С.* Корневище матониевого папоротника (сем. *Matoniaceae*, пор. *Filicales*) из юрских отложений Восточной Сибири. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 6, с. 858—862. — *Снигиревская Н. С.* *Takhtajanodoxa* Snig. — новое звено в эволюции плауновидных. — В кн.: Систематика и эволюция. Л.: Наука, 1980, с. 45—53. — *Снигиревская Н. С.* Побег *Archaeopteris archetypus* с сохранившейся анатомической структурой. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1237—1242. — *Шенфельд Х.*, *Шторх Д.* Применение микроскопа отраженного света Vertival в палеоботанике. Йенское обозрение, 1979, № 5/6, с. 226—229. — Andrews H. N. Jr. American coal-ball floras. — Bot. Rev., 1951, vol. 17, p. 431—469. — *Andrews H. N.* Studies in palaeobotany. N. Y.: John Wiley and Sons, 1961, 487 p. — *Baxter R. W.* Pennsylvanian fossil plants from Kansas coal balls. A field conference guidebook for the Ann. Meet., Geol. Soc. Amer.

a. Assoc. Soc., 1965, Kansas City. 34 p. — *Brack S. D.*, *Taylor T. N.* The ultrastructure and organization of Endosporites. — Micropaleontology, 1972, vol. 18, N 1, p. 101—109. — *Brack-Hanes S. D.* On a lycopsid cone with winged spores. — Bot. Gaz., 1981, vol. 142, N 2, p. 294—304. — *Chitaley S. D.* An improved method of mounting fossil sections. — An. Bot., 1965, N. S., vol. 29, N 114, p. 225—227. — *Cichan M. A.*, *Taylor T. N.*, *Smoot E. L.* The application of scanning electron microscopy in the characterization of Carboniferous Lycopod wood. Scan. Electron Micr., 1981, vol. 3, p. 197—201. — *Daghlian Ch. P.*, *Taylor T. N.* A new method for isolating pollen and spores from acetate peels for scanning electron microscopy. — Rev. Palaeobot. Palyn., 1978, vol. 27, p. 85—89. — *Darrah W. C.* The peel method in paleobotany. — Harvard Univ. Bot. Mus. Leaflets, 1936, vol. 4, p. 69—83. — *Darrah W. C.* The materials and methods of paleobotany. — Palaeobotanist, 1952, vol. 1, p. 145—153. — *Darrah W. C.* Principles of Palaeobotany. N. Y.: Ronald, 1960. 295 p. — *Gastaldo R. A.* An ultrastructural and taxonomic study of Valvisporites auritus (Zerndt) Bharadwaj, a lycopsid megaspore from the middle Pennsylvanian of southern Illinois. — Micropaleontology, 1981, vol. 27, N 1, p. 84—93. — *Ehrlich H. G.*, *Hall J. W.* The ultrastructure of Eocene pollen. — Grana Palyn., 1957, vol. 2, p. 32—35. — *Hay W. W.*, *Sandberg P. A.* The scanning electron microscope a major break-through for micropaleontology. — Micropaleontology, 1967, vol. 13, p. 407—418. — *Jennings J. R.* A polyvinil chloride peel technique for iron sulphide petrifactions. — J. Palaeont., 1972, vol. 46, N 1, p. 70—71. — *Joy K. W.*, *Willis A. J.*, *Lacey W. S.* A rapid cellulose peel technique in paleobotany. — An. Bot., 1956, vol. 20, N 80, p. 635—637. — *Kaiser H.* Die photographische Darstellung eines durchsichtigen Mikroobjecktes, sowohl im Durchlicht, als auch im Raster-Elektronenmikroskop am Beispiel von fossilen Sporen. — Palaeontographica, 1968, Abt. B, Bd 123, S. 121—123. — *Kempf E.* Electron microscopy of the megaspore of Horstisporites semireticulatus from Liassic strata of Germany. — Grana, 1971, vol. 1, p. 18—22. — *Leclercq S.* La methode J. Walton pour la preparation der lames minces. — An. Soc. Géol. Belg., 1928, t. 52, Bul. N 1, p. 24—29. — *Millay M. A.*, *Taylor T. N.* Morphological studies of Paleozoic saccate pollen. — Palaeontographica, 1974, Abt. B, Bd 147, S. 75—95. — *Pettitt J. M.*, *Chaloner W. G.* The ultrastructure of the Mesozoic pollen Classopollis. — Pollen et Spores, 1964, vol. 6, N 2, p. 1—60. — *Phillips T. L.* Stratigraphic and geographic occurrences of permineralized coal swamp plants. — Upper Carboniferous of North America and Europe. — In: *Dilcher D. L.*, *Taylor T. N.* Biostrat. foss. pl., 1980, Dowden, Hutchinson et Ross, Inc., Stroudsburg, p. 25—92. — *Phillips T. L.*, *Avein M. J.*, *Berggren D.* Fossil peat from the Illinois basin. Ill. — St. Geol. Surv., Educat. Ser., 1976, vol. 11, 39 p. Urbana. — *Riegel W.* Die Mitteldevon-Flora von Lindlar (Rheinland). 2. Sporae dispersae. — Palaeontographica, 1968, Abt. B, Bd 123, S. 79—96. — *Snigirevskaya N. S.* Studies of coal balls of the Donets basin. — Rev. Palaeobot. Palyn., 1972, vol. 14, p. 197—204. — *Spurr A. R.* A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. — J. Ultrastructure Res., 1969, vol. 26, N 1—2, p. 31—43. — *Sternberg R. M.*, *Bilding H. F.* Dry-peel technique. — J. Palaeontology, 1942, v. 16, p. 135—136. — *Stewart W. N.*, *Taylor T. N.* The peel technique. — In: Handbook of paleontological techniques / Eds. by B. Kummel and D. Raup. W. H. Freeman, 1965, San-Francisco-London, p. 224—232. — *Stopes M. C.*, *Watson M. S.* On the present distribution and origin of the calciferous concretions in coal seams known as «coal balls». — Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, 1908, vol. 200, p. 167—218. — *Taylor T. N.* Combined transmission and scanning electron microscopy of in situ Palaeozoic spores. — J. Palaeontology, 1973, vol. 16, p. 765—776. — *Taylor T. N.* Scanning electron microscopy of fossil megaspores: Wall development. — In: Proc. Workshop Scan. Electr. Microsc. a. Plant. Sci. I. I. T. Res. Inst. Chicago, 1974, p. 359—366. — *Taylor T. N.*, *Eggert D.* Studies of spores from Carboniferous fructifications. I. Introduction and preliminary survey utilizing the scanning electron microscope. — Trans. Am. Microscop. Soc., 1969, vol. 88, p. 431—444. — *Taylor T. N.*, *Maihle N. J.*, *Hills L. V.* Morphological and ultrastructural features of *Nikitinsporites canadensis* Chaloner, a Devonian megaspores from the Frasnian of Canada. — Rev. Palaeobot. Palyn., 1980, vol. 30, p. 89—99. — *Tryon A. F.*, *Lugardon B.* Wall structure and mineral content in Selaginella sporen. — Pollen et Spores, 1978, vol. 20, N 3, p. 315—340. — *Walton J.* A method of preparing sections of fossil plants containing in coal-balls or in other types of petrifactions. — Nature, 1928, vol. 122, p. 571—572. — *Walton J.* Improvements in the peel method. — Nature, 1930, vol. 125, p. 413—414. — *Walton J.* Notes on the preparations and permanence of peel sections. C. R. 3-eme Congr. Strat. Carb. Heerlen (1951), 1952, vol. 2, p. 651—653. — *Withem H.* The internal structure of fossil vegetables found in the Carboniferous and Oolitic deposits of Great Britain. Edinburgh. 1833. 84 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 VII 1984.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.4/.9 (571.6)

Э. Г. Рудыка

ЧИСЛА ХРОМОСОМ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ ЮЖНОЙ ЧАСТИ СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

E. G. RUDYKA. CHROMOSOME NUMBERS IN VASCULAR PLANTS FROM THE SOUTHERN PART OF THE SOVIET FAR EAST

Alliaceae

Allium macrostemon Bunge,[1] **2n=32.** Приморский край, Октябрьский р-н, окр. с. Чернятино, берег р. Раздольной, Баркалов, Якубов, 1982 г., № 6285.[2]

A. maximowiczii Regel, **2n=16.** Сахалин, Макаровский р-н, окр. пос. Пугачево, грязевой вулкан Магунтан, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6214.

A. ramosum L. (*A. odorum* L.), **2n=32.** Приморский край, Надеждинский р-н, окр. с. Тереховка, долина р. Раздольной, Пробатова, Рудыка, 1981 г., № 5999.

A. spirale Willd., **2n=32.** Приморский край, залив Петра Великого, Дальневосточный морской заповедник, скала-кекур «Кентавр» близ о. Большой Пелис, Селедец, 1983 г., № 6112.

A. splendens Willd. ex Schult. et Schult. fil., **2n=16.** Приморский край, Шкотовский р-н, окр. с. Анисимовка, Баркалов, 1983 г., № 6170.

Brassicaceae

Cardamine yezoensis Maxim., **2n=32.** Сахалин, окр. г. Южно-Сахалинска, гора Чехова в системе Сусунайского хребта, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6294.

Caprifoliaceae

Viburnum burejaeticum Regel et Herd., **2n=18.** Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Таежный, Пробатова, 1981 г., № 5976.

Fabaceae

Lathyrus davidii Hance, **2n=14.** Приморский край, Хасанский р-н, бухта Троица, на склоне в окрестности Морской экспериментальной станции ДВНЦ, Пробатова, Рудыка, 1979 г., № 5700.

Poaceae

Arctopoa subfastigiata (Trin.) Probat., **2n=42.** Приморский край, г. Владивосток, на пустыре микрорайона Вторая Речка, Пробатова, 1978 г., № 5018.

Poa botryoides (Trin. ex Griseb.) Kom., **2n=28.** Приморский край, Октябрьский р-н, окр. с. Чернятино, каменистые осыпи на возвышенности у р. Раздольной, Баркалов, Якубов, 1982 г., № 6310.

---

[1] Виды лука определил В. Ю. Баркалов.

[2] Все процитированные образцы хранятся в Гербарии Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР, Владивосток (VLA).

Ranunculaceae

Ranunculus chinensis Bunge, **2n=16**. Приморский край: 1) п-ов Муравьева-Амурского близ ж.-д. платформы Спутник, долина р. Богатой, Пробатова, Рудыка, 1981 г., № 5984; 2) Шкотовский р-н, окр. пос. Шкотово, берег лагуны, Пробатова, Рудыка, 1979 г., № 5500.

R. japonicus Thunb., **2n=28**. Приморский край, Шкотовский р-н, 26-й км трассы Артем—Находка, Рудыка, 1977 г., № 4677. (Определение В. Н. Ворошилова).

R. novus Lévl. et Vaniot, **2n=14**. Сахалин, юго-западная окраина г. Южно-Сахалинска, у ручья на территории Ботанического сада, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6193.

Scrophulariaceae

Pedicularis resupinata L., **2n=16**. Хабаровский край, Ульчский р-н, берег р. Амур против с. Нижняя Гавань, Пробатова, Соколовская, 1981 г., № 5946.

Veronica americana Schwein. ex Benth., **2n=36**. Сахалин, юго-западная окраина г. Южно-Сахалинска, у ручья на территории Ботанического сада, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6192.

Violaceae

Viola selkirkii Pursh ex Goldie, **2n=24**. Сахалин, система Сусунайского хребта, склон горы Чехова в окр. г. Южно-Сахалинска, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6207. (Определение Т. А. Безделевой).

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток.

Получено 26 III 1984.

УДК 576.316.7 : 582.4/.9 (571.6)

Бот. журн., т. 69, № 12

Н. С. Пробатова, А. П. Соколовская

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *ALISMATACEAE, HYDROCHARITACEAE, HYPERICACEAE, JUNCAGINACEAE, POACEAE, POTAMOGETONACEAE, RUPPIACEAE, SPARGANIACEAE, ZANNICHELLIACEAE, ZOSTERACEAE* С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА СССР

N. S. PROBATOVA, A. P. SOKOLOVSKAYA. CHROMOSOME NUMBERS IN THE REPRESENTATIVES OF THE FAMILIES *ALISMATACEAE, HYDROCHARITACEAE, HYPERICACEAE, JUNCAGINACEAE, POACEAE, POTAMOGETONACEAE, RUPPIACEAE, SPARGANIACEAE, ZANNICHELLIACEAE, ZOSTERACEAE* FROM THE SOVIET FAR EAST

Alismataceae

Alisma orientale (Sam.) Juz., **2n=14**. Приморский край: Ханкайский р-н, 18 км от пос. Камень-Рыболов, берег р. Мельгуновки, Пробатова, Рудыка, 1976 г., № 4396, VLA; Хасанский р-н, окр. с. Андреевка, Пробатова, Рудыка, 1979 г., № 5492, VLA. (Определение Н. Н. Цвелева).

A. plantago-aquatica L., **2n=14**. Камчатка, Усть-Камчатский р-н, Козыревский совхоз, берег старицы р. Камчатки, Соколовская, 1959 г., № 168, LECB; Амурская обл., Мазановский р-н, 4 км к западу от с. Новокиевский Увал, Пробатова, 1976 г., № 4443, VLA; Хабаровский край, Ульчский р-н, берег р. Амур против с. Нижняя Гавань, Пробатова, Соколовская, 1981 г., № 5941, VLA. (Определение Цвелева).

Sagittaria natans Pall., **2n=22**. Камчатка, Усть-Камчатский р-н, Козыревский совхоз, старица р. Камчатки, Соколовская, 1959 г., № 173, LECB; Амурская обл.: Селемджинский р-н, пос. Норск, берег р. Большой Басманки, Н. Пробатова, 1976 г., № 4436, VLA; Мазановский р-н, 4 км к западу от с. Новокиевский Увал, Пробатова, 1976 г., № 4441, VLA; Хабаровский край, Ульчский р-н: окр. с. Солонцы, Пробатова, Рудыка, 1978 г., № 5068, VLA; юго-восточный берег оз. Удыль в 8 км от устья протоки Ухта, Пробатова, Соколовская, 1981 г., № 5906, VLA.

S. trifolia L., **2n=22**. Амурская обл., Мазановский р-н, 4 км к западу от с. Новокиевский Увал, Пробатова, 1976 г., № 4659, VLA; Приморский край: Хорольский р-н, 8 км к югу от пос. Хороль, окр. с. Благодатного, Рудыка, 1979 г., № 5447, VLA; Ханкайский р-н, окр. с. Новоселище, Рудыка, 1975 г., № 4268, VLA.

Hydrocharitaceae

Hydrocharis dubia (Blume) Baker, **2n=14**. Приморский край, Ханкайский р-н, окр. с. Астраханка, у берега оз. Ханка, Гурзенков, 1962 г., № 389, LECB.

Hypericaceae

Hypericum gebleri Ledeb., **2n=18**. Хабаровский край: Верхнебуреинский р-н, окр. ж.-д. ст. Ургал, Пробатова, 1976 г., № 4586, VLA; Ульчский р-н, юго-восточный берег оз. Удыль в 25 км от устья протоки Ухта, бухта Большая, Пробатова, А. Соколовская, 1981 г., № 5933, VLA.

Juncaginaceae

Triglochin asiaticum (Kitag.) A. et D. Löve, **2n=48**. Приморский край, окраина пос. Шкотово, берег р. Цимухе, Пробатова, Рудыка, 1979 г., № 5496, VLA; Сахалин, Корсаковский р-н, окр. с. Соловьевка, берег залива Анива, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6223, VLA. (Определение Цвелева).

T. maritimum L., **2n=>80**. Приморский край, залив Петра Великого, о. Попова, пролив Старка, Пробатова, 1979 г., № 5522, VLA.

T. palustre L., **2n=24**. Камчатская обл., Корякский национальный округ, Олюторский р-н, окр. пос. Ачай-Ваям, Соколовская, 1965 г., № 84, LECB; Приморский край, залив Петра Великого, о. Попова, бухта Пограничника, Пробатова, 1979 г., № 5536, VLA; Сахалин, Макаровский р-н, окр. ж.-д. ст. Пугачево, грязевой вулкан Магунтан, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6332, VLA.

f. *uzonicum* Kom., **2n=24**. Камчатка, Быстринский р-н, окр. пос. Анавгай, Соколовская, 1959 г., № 223, LECB; Сахалин, Макаровский р-н, окр. ж.-д. ст. Пугачево, грязевой вулкан Магунтан, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6323, VLA, LE.

Poaceae

Danthonia riabuschinskii (Kom.) Kom., **2n=18**. Камчатка, Быстринский р-н, окр. пос. Эссо, берег р. Уксичан, Соколовская, 1959 г., № 185, LECB.[1]

Phalaroides arundinacea (L.) Rausch., **2n=28**. Хабаровский край, Ульчский р-н, юго-восточный берег оз. Удыль в 25 км от устья протоки Ухта, Пробатова, Соколовская, 1981 г., № 5930, VLA.

Puccinellia hauptiana V. Krecz., **2n=28**. Камчатка, Быстринский р-н: окр. пос. Эссо, берег р. Уксичан, Стружкина, 1974 г., № 3996, VLA; 47-й км, на пути от пос. Эссо к пристани Крапивное, Кожевников, 1978 г., № 5255, VLA; Хабаровский край: Нанайский р-н, окр. с. Троицкого, Пробатова, Рудыка, 1978 г., № 5085, VLA; Ульчский р-н: берег Амура у пристани Киселево, Пробатова, Рудыка, 1978 г., № 5045, VLA; пристань Ягодное, Пробатова, Рудыка, 1978 г., № 5050, VLA; окраина с. Мариинского, Пробатова, Рудыка, 1978 г.,

---

[1] Этот образец подразумевался под названием «*Danthonia intermedia* Vasey» в более ранней работе (Соколовская, 1963).

№ 5057, VLA; пристань Рейд близ с. Мариинского, Пробатова, Рудыка, 1978 г., № 5060, VLA; с. Богородское, Пробатова, Рудыка, 1978 г., № 5090, VLA; с. Солонцы, берег протоки Ухта, Пробатова, Рудыка, 1978 г., № 5072, VLA; Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Кипарисово, Тимашова, 1978 г., № 5294, VLA.

P. vaginata (Lange) Fern. et Weath., **2n=56**. Магаданская обл., Чукотский национальный округ, побережье Восточно-Сибирского моря близ устья р. Медвежки, Коробков, Петровский, Сафонова, 1972 г., № 3850 (72-80), VLA, LE.

Torreyochloa natans (Kom.) Church, **2n=14**. Камчатка, Елизовский р-н, 10 км от пос. Паратунка, старица р. Паратунки, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6050, VLA.

Potamogetonaceae

Potamogeton maackianus A. Benn., **2n=26**. Приморский край, залив Петра Великого, о. Путятина, оз. Гусиное, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6144, VLA.

P. natans L., **2n≈42**. Приморский край, залив Петра Великого, о. Путятина, оз. Корейское, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6137, VLA.

P. perfoliatus L., **2n=26**. Приморский край, залив Петра Великого, о. Путятина, оз. Гусиное, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6143, VLA. **2n≈40**. Приморский край, Черниговский р-н, окр. с. Вадимовка, старица р. Илистой-II, Пробатова, Рудыка, 1979 г., № 5478, VLA.

Ruppiaceae

Ruppia maritima L., **2n=40**. Приморский край, окр. пос. Шкотово, берег лагуны, Пробатова, Рудыка, 1979 г., № 5499, VLA; Сахалин, Корсаковский р-н, окр. с. Соловьевка, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6189, VLA.

Sparganiaceae

Sparganium coreanum Lévl., **2n=30**. Приморский край, залив Петра Великого, о. Путятина, оз. Гусиное, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6142, VLA. (Определение Цвелева).

S. emersum Rehm. (*S. simplex* Huds.), **2n=30**. Камчатка, Усть-Камчатский р-н, окр. Козыревского совхоза, берег р. Камчатки, Соколовская, 1959 г., № 174, LECB.

S. japonicum Rothert, **2n=30**. Приморский край, залив Петра Великого, о. Путятина, оз. Корейское, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6135, VLA. (Определение Цвелева).

Zannichelliaceae

Zannichellia pedunculata Reichenb., **2n=24**. Приморский край, окр. пос. Шкотово, берег лагуны, Пробатова, Рудыка, 1979 г., № 5494, VLA.

Zosteraceae

Zostera japonica Aschers. et Graebn., **2n=12**. Сахалин, Корсаковский р-н, окр. с. Соловьевка, берег залива Анива, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6176, VLA.

Z. marina L., **2n=12**. Приморский край, мыс Песчаный против Владивостока, Пробатова, 1979 г., № 5475, VLA.

ЛИТЕРАТУРА

Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры полуострова Камчатка). — Вестн. ЛГУ, 1963, сер. биол., вып. 3, № 15, с. 38—52.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток,
Ленинградский государственный университет.

Получено 7 XII 1983.

УДК 576.316.7 : 582.4/. (479.22) Бот. журн., т. 69, № 12

Р. И. Гагнидзе, Ц. Н. Гвиниашвили

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВЫСОКОГОРНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ГРУЗИИ

R. I. GAGNIDZE, Ts. N. GVINIASCHVILI. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME HIGH MOUNTAIN SPECIES FROM GEORGIA

Alliaceae

Allium kunthianum Vved., **2n=16**. Рача, Шкмери, хр. Поцхвреви, 2400 м над ур. м., Гагнидзе, Мцхветадзе, 1982 г., № 975.[1]

Asteraceae

Prenanthes abietina (Boiss. et Bal.) Kirp., **2n=16**. Сванетия, Ураши, 1600 м над ур. м., Гагнидзе, 1976 г., № 819.

* *Senecio pandurifolius* C. Koch, **2n=24**. Верхняя Сванетия, Каслети, 1200 м над ур. м., Гагнидзе, Зуребиани, 1976 г., № 827.[2]

S. sosnovskyi Sof., **2n=20**. Рача, Мамисонский перевал, 3000 м над ур. м., Гагнидзе, Челидзе, Шетекаури, Ликокели, 1982 г., № 959.

Taraxacum stevenii DC., **2n=16**. Юго-Осетия, южный берег Кельского озера, 2900 м над ур. м., Гагнидзе, Мцхветадзе, 1982 г., № 989.

Gentianaceae

Swertia iberica Fisch. ex C. A. Mey., **2n=26**. Рача, окр. Геби, 1900 м над ур. м., Гагнидзе, Гвиниашвили, 1982 г., № 970.

Helleboraceae

Delphinium ironorum N. Busch, **2n=16**. Юго-Осетия, Эрмани, 2300 м над ур. м., Гагнидзе, Челидзе, Шетекаури, 1982 г., № 979.

Lamiaceae

* *Lamium tomentosum* Willd., **2n=18**. Юго-Осетия, склоны горы Фидар, 2700 м над ур. м., Гагнидзе, Мцхветадзе, Челидзе, Шетекаури, Ликокели, 1982 г., № 1000. Рача, Мамисонский перевал, 3000 м над ур. м., Гагнидзе, Челидзе, Шетекаури, Ликокели, 1982 г., № 955.

Poaceae

Alopecurus dasyanthus Trautv., **2n=14**. Рача, Мамисонский перевал, 3100 м над ур. м., Гагнидзе, Челидзе, Шетекаури, 1982 г., № 951.

Helictotrichon adzharicum (Albov) Grossh., **2n=14**. Рача, Мамисонский перевал, 3000 м над ур. м., Гагнидзе, Челидзе, Шетекаури, Ликокели, 1982 г., № 956.

Primulaceae

Primula bayernii Rupr., **2n=22**. Рача, Мамисонский перевал, 3000 м над ур. м., Гагнидзе, Шетекаури, Ликокели, 1982 г., № 958.

---

[1] Все процитированные образцы хранятся в гербарии Института ботаники АН ГССР, Тбилиси — TBI.

[2] Звездочкой отмечены образцы, числа хромосом которых приводятся впервые.

Scrophulariaceae

Veronica schistosa E. Busch, **2n=24.** Юго-Осетия, Эрмани, 2800 м над ур. м., Гагнидзе, Шетекаури, Ликокели, 1982 г., № 981.

Институт ботаники АН ГССР,
Тбилиси.

Получено 18 I 1984.

УДК 019.941 : 002.01 : 502.753 (47+57)

Бот. журн., т. 69, № 12

А. Н. Лавренко, Н. П. Сердитов

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *PAEONIACEAE* И *RANUNCULACEAE* СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР (КОМИ АССР)

A. N. LAVRENKO, N. P. SERDITOV. CHROMOSOME NUMBERS IN THE REPRESENTATIVES OF THE FAMILIES *PAEONIACEAE* AND *RANUNCULACEAE* FROM THE NORTH-EAST OF THE EUROPEAN PART OF THE USSR (KOMI ASSR)

Paeoniaceae

Paeonia anomala L., **2n=10.** Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, 1 км ниже пос. Нижняя Омра, Лавренко, Кустышева, 1983, № Pn 1.[1]

Ranunculaceae

Aconitum septentrionale Koelle, **2n=16.** Прилузский р-н, 2 км к востоку от с. Объячево, Лавренко, 1983, № Rn 126, Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, 1 км ниже пос. Нижняя Омра, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 128, 129; Воркутинский р-н, бассейн р. Усы, левый берег р. Кечпель, 1 км выше устья, Лавренко, 1983, № Rn 131; Воркутинский р-н, левый берег р. Усы, против устья р. Воркуты, Лавренко, 1983, № Rn 132; Воркутинский р-н, восточный берег оз. Бол. Харбейты, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 134; Архангельская обл., Ненецкий автономный округ, левый берег р. Адзьвы, около 1 км ниже истока, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 133.

Batrachium kauffmannii (Clerc) V. Krecz., **2n=32.** Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, 4 км ниже пос. Нижняя Омра, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 135; Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, 0.5 км ниже пос. Нижняя Омра, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 136; южная окраина пос. Троицко-Печорск, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 137.

Caltha palustris L., **2n=32.** Сыктывкар, 2 км к западу от ж.-д. вокзала, Лавренко, Сердитов, 1983, № Rn 122; Прилузский р-н, 2 км к востоку от с. Объячево, Лавренко, 1983, № Rn 123.

Delphinium elatum L., **2n=32.** Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, 1 км ниже пос. Нижняя Омра, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 138; Сыктывкар, 2 км к западу от ж.-д. вокзала, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 139; Сыктывдинский р-н, р. Сопью, южнее дер. Разгорт, Лавренко, Трефц, 1983, № Rn 140; Воркутинский р-н, левый берег р. Усы, против устья р. Воркуты, Лавренко, 1983, № Rn 141; Воркутинский р-н, правый берег р. Воркуты, 2 км выше пос. Цементозаводский, Лавренко, Кустышева, Фризон, 1983, № Rn 142; Архангельская обл., Ненецкий автономный округ, система Падимейских озер, северное побережье оз. Лолокулига, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 143.

Ranunculus acris L., **2n=14.** Прилузский р-н, 2 км к востоку от с. Объячево, Лавренко, 1983, № Rn 146.

R. borealis Trautv., **2n=14.** Сыктывдинский р-н, 20-й км Сысольского шоссе у дер. Соколовка, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 149; Воркутинский р-н,

---

[1] Все процитированные образцы хранятся в Гербарии Института биологии Коми филиала АН СССР в Сыктывкаре (SYCO).

7 км к востоку от пос. Комсомольск, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 151; Воркутинский р-н, восточный берег оз. Вол. Харбейты, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 153; Архангельская обл., Ненецкий автономный округ, левый берег р. Адзьвы, 1 км ниже истока, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 152.

R. gmelinii DC., **2n=32**. Сыктывдинский р-н, р. Сопью, южнее дер. Разгорт, Лавренко, Трефц, 1983, № Rn 154.

R. monophyllus Ovcz., **2n=32**. Сыктывкар, 2 км к западу от ж.-д. вокзала, Лавренко, Сердитов, 1983, № Rn 155; Прилузский р-н, 2 км к востоку от с. Объячево, Лавренко, 1983, № Rn 156.

R. polyanthemos L., **2n=16**. Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, 4 км ниже пос. Нижняя Омра, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 157; Сыктывкар, 2 км к западу от ж.-д. вокзала, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 158; Ухтинский р-н, окр. пос. Водный, Сердитов, 1982, № Rn 115.

R. repens L., **2n=32**. Прилузский р-н, 2 км к востоку от с. Объячево, Лавренко, 1983, № Rn 159; Сыктывкар, 2 км к западу от ж.-д. вокзала, Лавренко, 1983, № Rn 160; Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, 1 км ниже пос. Нижняя Омра, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 162; южная окраина пос. Троицко-Печорск, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 163; Воркутинский р-н, бассейн р. Усы, левый берег р. Кечпель, 1 км выше устья, Лавренко, 1983, № Rn 164; Воркутинский р-н, левый берег р. Усы, против устья р. Воркуты, Лавренко, 1983, № Rn 165; Архангельская обл., Ненецкий автономный округ, система Падимейских озер, северное побережье оз. Лолокулига, Лавренко, Кустышева, 1983, № Rn 166.

R. reptans L., **2n=32, 48**. Сыктывдинский р-н, левый берег р. Вычегды, около 6 км к востоку от дер. Коччойяг, Лавренко, Кустышева, Железнова, 1983, № Rn 167.

Trollius europaeus L., **2n=16**. Прилузский р-н, 2 км к востоку от с. Объячево, Лавренко, 1983, № Rn 168.

Институт биологии Коми филиала АН СССР, Сыктывкар.

Получено 5 XII 1983.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 502.753 (47+57)

Яблоков А. В., Остроумов С. А. Охрана живой природы: проблемы и перспективы. — М.: Лесн. пром-сть. 1983. 269 с. Т. 10 000. Ц. 1 р. 30 к.

E. M. LAVRENKO. *A. V. YABLOKOV, S. A. OSTROUMOV.* CONSERVATION OF LIVING NATURE: PROBLEMS AND PERSPECTIVES. 1983

В последние годы в связи с возросшим значением охраны природы у нас и за рубежом появилось много работ, в том числе сводных и обзорных, которые касаются вопросов охраны как отдельных видов животных и растений, так и их сообществ и живых покровов Земли в целом. Многие из этих работ посвящены только отдельным аспектам этого крайне необходимого, но нелегко осуществимого дела.

Рецензируемая работа отличается всесторонностью, широким охватом проблемы в ее натуралистической основе и социальном значении.

При относительно небольшом объеме книги она очень информативна. Авторы в Предисловии пишут: «Цель настоящей работы — внести посильный вклад в анализ проблем и перспектив охраны живой природы» (с. 3). В аннотации отмечено, что материалом для публикации послужили результаты исследований, проводимых в системе АН СССР и вузов. Кроме того, как отмечают авторы, они использовали материалы, полученные благодаря помощи секретариата Международного союза охраны природы (МСОП) и руководства Animal Welfare Institute (США).

Настоящая монография разделяется на две основные части: Часть. 1. Проблемы охраны живой природы (с. 6—153); Часть 2. Перспективы охраны живой природы (с. 153—254); затем следует Заключение (с. 254—259).

В Приложении дан аннотированный перечень некоторых международных соглашений, конвенций, конференций и симпозиумов, связанных с охраной живой природы (с. 260—262). Заканчивается работа списком литературы (с. 263—267).

Часть 1. Глава 1. Проблемы по уровням и организации жизни. Глава начинается с обзора проблем охраны живой природы по уровням организации жизни: молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой и биогеоценологически-биосферный.

Для того чтобы показать, насколько разносторонне в рецензируемой книге отражены проблемы охраны природы, приведем перечень вопросов, затронутых при рассмотрении проблемы охраны живого на молекулярно-генетическом уровне. Эти вопросы следующие: нарушение генетических систем (мутагенное влияние загрязнений, экстрахромосомные генетические детерминанты); нарушение структуры и функционирования биологических мембран; нарушение структуры и действии ферментных систем.

Авторы правы в том, что большинство из кратко изложенных в этом разделе проблем охраны живого (за исключением мутагенных воздействий) до сих пор остается мало изученным.

На онтогенетическом, или организменном, уровне рассмотрено влияние резко действующих антропогенных агентов среды на наследственность и индивидуальное развитие организмов. Эти вопросы также остаются наименее изученными.

Раздел об охране природы иа популяционно-видовом уровне изложен более подробно в связи с тем, что основные мероприятия по охране отдельных видов

ведутся в той или иной мере как на большей части территории СССР, так и за рубежом. В нем рассмотрены следующие вопросы: 1) популяционные проблемы охраны живого — роль возрастной структуры популяций, роль половой структуры популяций, роль пространственно-генетической структуры популяции, роль величины популяции; 2) видовые проблемы охраны живого — роль структуры вида, роль внутривидовой изменчивости, роль типологии видов.

Следует подчеркнуть правильность суждения авторов о том, что «элементарные и фундаментальные понятия „популяция" и „вид" оказываются сложными при их анализе с позиций природоохранных проблем. И популяция, и вид — лабильные и одновременно хрупкие системы, в которых уязвимы не только отдельные элементы, но и связи между ними. Природоохранные задачи часто требуют количественных ответов на ряд вопросов, которые изучены пока недостаточно» (с. 31). Как известно, одним из универсальных нарушений популяционной структуры видов является уничтожение природной растительности на больших площадях в связи со строительством городов, дорог и особенно распашкой территории. Эти процессы отчетливо выражены в полосе лесостепи и широколиственных лесов, преимущественно дубовых, на территории европейской части СССР, к югу от тайги, где в настоящее время остались их небольшие изолированные массивы. Авторы этой работы называют подобные антропогенные процессы «инсуляризацией популяций» (от латинского слова insula — остров).

В разделе об охране природы на биогеоценотически-биосферном уровне рассмотрены проблемы изучения биогеоценозов: 1) изменение видового состава экосистем и ценозов; 2) нарушение стабильности экосистем и проблемы биосферы: нарушение биосферных циклов элементов и нарушение теплового режима биосферы и климата. Исследуя проблемы биогеоценозов, авторы останавливаются на таких важных параметрах, как видовой состав, продуктивность, биомасса и стабильность. К сожалению, деятельность человека в течение ряда веков, а особенно в последние десятилетия технической революции, когда возможности влияния человека на живые покровы Земли достигли своего максимума (одним нажатием кнопки человек может привести в действие системы, которые уничтожат все живое в пределах целых континентов или их значительных частей), обычные формы воздействия человека на биогеоценозы — рубка лесов, пожары, чрезмерные пастбищные нагрузки на ту или иную кормовую площадь — привели к тому, что слабо нарушенный растительный покров в различных частях природных областей или зон сохранился на сравнительно ограниченной площади. Авторы совершенно правильно в своей книге подчеркивают, что любые виды растений и животных, а также сообщества, ими образуемые, являются специфически земными или, иначе говоря, эндемичными для нашей планеты. Любые химические элементы, а также большинство минералов могут быть, помимо Земли, добыты на других планетах, что же касается видов растений и животных, то в случае их исчезновения они окажутся невосполнимыми. Однако до сих пор, как неоднократно подчеркивают авторы, даже видовой состав как растений, так и животных и степень их полезности остаются далеко не учтенными и не изученными.

Глава 2. Проблемы по географическим зонам и типам ландшафтов и экосистем. Глава посвящена вопросам охраны ландшафтов различного порядка — биогеоценозов (элементарных экосистем) и сочетаний их различных типов. При перечислении основных зон (или ботанико-географических областей) авторы не указали одну из характернейших зон северного полушария — степную зону, простирающуюся широтно в виде длинной полосы от нижнего Дуная до средней части бассейна р. Сунгари в Манчжурии. В меридиональном направлении эта зона имеет протяжение в несколько сотен километров (примерно 200—300). Она требует особенно тщательно разработанных мероприятий по охране крайне ограниченных, ныне не тронутых участков ее. Особенно это касается юга европейской части СССР, западной части Казахстана и степного юга Западной и Средней Сибири. На с. 85, в табл. 12 саванны и степи рассматриваются совместно как один тип экосистем, что неправильно: степи и саванны располагаются в различных термических поясах Земли.

Несомненно, что при переиздании рецензируемой книги данная глава должна быть значительно расширена и дополнена.

Глава 3. Проблемы но таксономическим группам. Глава наиболее насыщена фактическим материалом: вопросы, разбираемые в ней (особенно в области зоологии), изучены довольно подробно. Продолжают выходить «Красные книги» больших и малых регионов. Зоологи могут похвастаться и результатами охраны отдельных видов, восстановлением их численности и даже ареалов (например, сайга). Ботаники, как и зоологи, составляют ареалы видов растений, требующих охраны (по гербарным материалам), однако они далеко не всегда имеют реальное представление о конкретном положении дел в природе. У зоологов есть еще одно преимущество — они добились общего закона об охране животного мира в нашей стране как государственного ресурса. Такого закона об охране растительного мира (видов растений и растительных сообществ) у нас до сих пор нет.

Глава 4. Проблемы по факторам воздействия на живые организмы и причинам их вымирания. В этой главе авторы рассматривают основные факторы, ведущие к исчезновению животных и растений. К ним относятся разрушение местообитаний, чрезмерная добыча, влияние вселённых видов, ухудшение кормовой базы, прямое уничтожение для защиты сельскохозяйственных и промысловых объектов, случайное уничтожение. Кроме этого, значительное число живых существ гибнет от таких причин, как военные действия и учения, транспорт, нефте- и газодобывающая промышленность и перевозки нефти, сельское хозяйство, гибель птиц на линиях электропередач. Эта глава не нуждается в комментариях. Можно только поражаться значительности масштабов гибели животных, а отчасти и растений от всех этих причин. Авторы привели исключительно большой фактический материал, подтверждающий глобальный характер воздействия перечисленных факторов на живую природу.

Глава 5. Экономика охраны живой природы как проблема. В этой короткой, но важной главе рассмотрены с социально-экономической точки зрения три группы потерь, связанных с разрушением окружающей природной среды, а именно: поддающиеся исчислению экономические потери, не поддающиеся исчислению социальные потери, потери возможностей использования какого-либо ресурса в будущем по причине его уничтожения.

Авторы указывают, что существующие способы определения ущерба живой природе и эффективности затрат на охрану животного и растительного мира не могут служить действенными рычагами улучшения охраны живой природы. Они подчеркивают необходимость экологизации экономики вообще и экономических оценок биологических ресурсов в частности.

Глава 6. Организационно-правовые проблемы охраны живой природы. Среди основных организационных проблем, связанных с охраной живого на Земле, авторы выделяют две группы — одну, глобальную, решаемую лишь на международном уровне, и другую, разрешимую на уровне отдельных государств.

Проблемы на международном уровне — живые природные ресурсы вне национальной юрисдикции; проблемы охраны животных, мигрирующих через границы государств. Проблемы на уровне отдельных стран — социалистических, капиталистических и развивающихся. Эта глава не нуждается в комментариях.

Глава 7. Проблемы эколого-природоохранного прогнозирования. Эта глава тесно связана с материалами предыдущих глав. Авторы вновь обращаются к возможности прогнозирования на основных уровнях организации жизни и показывают чрезвычайную сложность и в ряде случаев до некоторой степени объективную невозможность прогнозирования всех конкретных последствий тех или иных антропогенных влияний.

Во второй части совершенно справедливо говорится о том, что во всех областях человеческой деятельности, а особенно в планировании использования территории и при эксплуатации любых природных ресурсов необходима экологизация деятельности общества.

Глава 8 так и называется «Экологизация деятельности общества». Ее разделы:

1) Сельское хозяйство. Этот раздел включает следующие вопросы: от пестицидов к биологическому и интегральному методам защиты урожая, от экстенсивных к экологически обоснованным методам ведения сельского хозяйства, от монокультур к поликультурам, экологизация ландшафта и другие направления экологизации сельского хозяйства;

2) Промысловые формы использования биосферы. Этот раздел включает вопросы: переход от промысла к хозяйству, фермерское и плантационное разведение и окультуривание в XVI—XVII веках;

3) Промышленность и транспорт. Этот раздел включает вопросы: на путях к безотходной технологии, о социальной мотивации производства, сокращение гибели живых организмов в производственных процессах, природоценные участки как резерваты, какой транспорт нужен;

4) Экономика. В этом разделе разбираются важные для охраны живой природы вопросы: сколько стоит редкий вид, определение относительных ценностей в охране живой природы, попытка определения абсолютной ценности вида;

5) Другие стороны экологизации жизни общества. Этот раздел включает подразделы: городская среда, медицина, международное право.

Глава 9. Пути сохранения разнообразия живого. Глава состоит из 4 разделов.

1) Сохранение естественных местообитаний. Здесь разбираются следующие вопросы: какую площадь необходимо охранять, где особенно нехватает охраняемых территорий, какими могут быть охраняемые территории, какими должны быть заповедники;

2) Переживание и размножение видов с помощью человека. Этот раздел включает следующие подразделы: центры разведения, новая роль зоопарков, ботанических садов и заповедников, острова как центры переживания;

3) Управляемая эволюция как путь сохранения разнообразия жизни. Этот раздел включает в себя следующие вопросы: расширение спектра окультуренных и одомашненных видов, создание искусственных биогеоценозов;

4) Создание генетических банков (семенных и тканевых).

Глава 10. Заключительная, посвящена научным основам охраны живой природы в системе биологических наук. В этой главе авторы рассматривают следующие разделы.

1) Биологические науки и научные основы охраны живой природы. Здесь даны общие замечания о связи биологических наук: систематики, зоологии и ботаники, экологии, биогеоценологии, биохимии, генетики, биогеографии, биологии развития и других с охраной живой природы.

2) Попытка аксиоматизации теоретических основ охраны живой природы. Это, по моему мнению, представляется очень интересным и совершенно правильным.

Книга заканчивается кратким Заключением, в котором подчеркивается морально-социальное значение всего человечества в деле охраны природы.

Оценивая книгу в целом, необходимо отметить, что она с предельной полнотой, но крайне сжато охватывает почти все вопросы, связанные с охраной живой природы. Несмотря на значительную сложность и разнообразие рассматриваемого в ней материала, книга читается легко и с большим интересом. Она дает представление о том, как много еще проблем остается крайне малоизученными, а по некоторым из них почти нет хорошего фактического материала.

Недостатком этой книги, очевидно объяснимым издательским прессом, является малая цитация источников, а в связи с этим — небольшой список литературы, в который не вошли даже все упоминаемые в тексте источники. Другое критическое замечание относится к использованию некоторых быстро стареющих данных, в частности о площади заповедных территорий на Земном шаре на 1979 г., хотя к моменту сдачи книги в печать можно было бы получить данные и за 1981—1982 гг. Наконец, как и во всякой большой работе, в книге есть мелкие неточности, например в подписи к рис. 6 вместо H_2S напечатано H_2, а рис. 12 дан в зеркальном изображении.

Нет сомнения, что требуется скорейшее переиздание этой книги в расширенном виде, а в дальнейшем — и выпуск хотя бы небольшой серии из нескольких томов, трактующих проблемы, поднятые в рецензируемой книге. Прочитав эту книгу, задаешься вопросом о натуралистических (в первую очередь),

а также и других (статистических, моделирования и пр.) методах, которые не являлись задачей данной книги, но крайне необходимы. Эти методы должны быть совместно разработаны целым рядом исследователей, причем по некоторым специальным своим аспектам они должны получить апробацию в институтах АН СССР.

Необходимо приветствовать выход в свет этой книги и пожелать скорейшего выхода 2-го, расширенного ее издания.

Е. М. Лавренко.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 9 IV 1984.

УДК 019.941 : 002.01 : 582.262.2 (477) Бот. журн., т. 69, № 12

Г. М. Паламарь-Мордвинцева. Десмидиевые водоросли Украинской ССР (морфология, систематика, филогения, пути эволюции, флора и географическое распространение). — Киев: Наук. думка, 1982. 240 с. Т. 650. Ц. 3 р. 40 к.

A. F. LUKNITSKAYA. *G. M. PALAMAR-MORDVINTZEVA. DESMIDS* FROM THE UKRAINIAN SSR (MORPHOLOGY, SYSTEMATICS, PHYLOGENY, EVOLUTIONARY TRENDS, FLORA AND GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION).

Рецензируемая монография — результат многолетних обширных и глубоких исследований на территории Украинской ССР (1950—1976 гг.). Следует отметить своевременность выхода в свет этой работы, поскольку группа десмидиевых водорослей в таксономическом отношении очень запутана и в ней давно следовало разобраться.

Задачи современной альгологии исключительно многогранны. Среди них монографическое изучение флористико-систематических аспектов отдельных групп водорослей имеет первостепенное значение, так как это фундамент, на котором базируются все остальные их исследования. Десмидиевые водоросли — группа, исключительно обширная по числу видов (более 4 тыс.) и повсеместно распространенная в пресных водоемах, в систематическом и других отношениях она изучена недостаточно. Круг охватываемых в монографии проблем значительно шире ее названия «Десмидиевые водоросли Украинской ССР», которым по сути дела посвящены только две первые главы, тогда как три остальные содержат богатый теоретический материал, относящийся к авторским разработкам ряда важнейших вопросов морфолого-систематического цикла современной десмидиологии. В частности, в монографии впервые в отечественной альгологии применена математическая обработка материала по десмидиевым водорослям, характерная для современных методов флористического и таксономического анализов, в результате чего автору удалось по-новому охарактеризовать изменчивость этих водорослей, тип организации вида, провести ряд таксономических преобразований, установить несколько новых родов и др. Новыми и ценными являются представления о филогении и эволюции десмидиевых как обособленной и самостоятельной ветви зеленых водорослей из группы конъюгат.

Первая глава монографии посвящена истории изучения десмидиевых водорослей на территории УССР. Следует подчеркнуть, что, несмотря на появление первых сведений о десмидиевых на Украине в конце 60-х годов прошлого века, до сих пор оставались не изученными многие районы республики, а все предшествующие литературные данные были фрагментарны и недостаточны. Автор явилась первым десмидиологом, занявшимся планомерным изучением флоры десмидиевых водорослей УССР.

Большой интерес вызывает вторая глава, посвященная анализу флоры десмидиевых УССР, однако, на наш взгляд, логичнее было бы поместить ее в конце монографии с учетом всех таксономических преобразований, изложенных в последующих главах. Анализ проведен разносторонне, с использованием новейших принципов и подходов, выявлена систематическая структура флоры, выполнены

сравнительный и ботанико-географический анализы, рассмотрены основные черты флорогенеза.

Третья глава начинается с описания важнейших признаков десмидиевых и их таксономического значения. Далее, опираясь на многолетние собственные исследования и литературные данные, автор приходит к существенному выводу о том, что большинство морфологических признаков у представителей этой группы может быть использовано в целях таксономии, но с четким разграничением их применимости для таксонов разного ранга.

Четвертая глава посвящена изучению форм изменчивости десмидиевых водорослей. На конкретном материале четко выявлены различные формы индивидуальной и групповой изменчивости десмидиевых, даны классификация и критическая оценка изменчивости в систематике группы.

Особый интерес представляет пятая глава, рассматривающая теоретические основы систематики десмидиевых — проблему вида, филогению, пути эволюции, классификацию и конкретное применение их на примере пересмотра объема и систематического положения родов *Sphaerozosma* и *Staurastrum*; здесь были успешно использованы математические приемы таксономического анализа, разработанные Е. С. Смирновым. На основании сравнительно-морфологического и таксономического анализов автор сумела разделить искусственный род *Staurastrum*, насчитывающий около 1500 видов, на четыре рода: *Cylindriastrum*, *Cosmoastrum*, *Raphidiastrum* и *Staurastrum* (s. str.), из которых три первых являются новыми для науки. Безусловно, метод таксономического анализа Смирнова в дальнейшем должен найти достойное место и при изучении других групп водорослей.

Важно отметить, что автор сочла необходимым затронуть в монографии рассмотрение таких сложных вопросов систематики, как формы проявления внутривидовой изменчивости десмидиевых в природных популяциях, вид у десмидиевых водорослей и некоторые другие. Это безусловно окажет положительное воздействие на дальнейшее изучение и углубление теоретической и практической сторон десмидиологии и альгологии в целом.

Несколько слов о недочетах монографии. Существует некоторая неточность в представлении автора о стадиях зиготообразования у десмидиевых: в книге говорится о зигоспорах, тогда как вначале, сразу после конъюгации, это зигота, и только потом после образования оболочек (экзоспория, мезоспория и эндоспория) — зигоспора. Морфологические изменения, встречающиеся у таксонов различного ранга, на наш взгляд, более правильно называть отклонениями, а не уклонениями, как написано в монографии.

Следует подчеркнуть, что эти мелкие недочеты на общем фоне огромного труда являются совершенно незначительными. В целом монография, построенная на оригинальном материале, охватывающем широкий круг вышеперечисленных вопросов, нужна как сводка и руководство большому числу специалистов, для которых она станет настольной книгой. Монография ценна и для студентов, и для преподавателей университетов и педагогических вузов, и для научных работников, не только альгологов и гидробиологов, но и других профилей, связанных с рыбным хозяйством, очисткой загрязненных вод, так как в ней сведены все данные, позволяющие наметить рациональные пути прямого практического использования этих водорослей.

А. Ф. Лукницкая.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 16 I 1984.

УДК 019.941.002.01 : 582.738 Бот. журн., т. 69, № 12

Ch. R. Gunn. A nomenclator of Legume (*Fabaceae*) genera. U. S. Dept. Agriculture Technical Bulletin, 1983, n° 1680, 224 p. (**Ч. Ганн. Перечень родов семейства *Fabaceae***, 1983)

G. P. YAKOVLEV. (*A REVIEW*)

Легуминистическая литература пополнилась важным и интересным справочником. Ch. Gunn опубликовал перечень родов бобовых, использовав материалы недавно вышедшей сводки «Advances in Legume systematics».[1] В этой сводке, как известно, изложена современная «коллективнвя» система бобовых, редактирование которой является заслугой крупных современных легуминистов R. M. Polhill и P. H. Raven. Перечень, подготовленный Gunn, включает 8 списков, рассчитанных на различные направления работы.

В первом списке (в алфавитном порядке) упомянуты 2805 названий родов, опубликованных за период с 1753 по 1982 г. Здесь же указывается конгенеричность цитируемых таксонов в тех случаях, если их самостоятельность ныне не признается.

Второй список (617 родов) представляет собой перечень родов, «признаваемых» согласно системе Polhill и Raven. Сделаны соответствующие указания относительно числа видов и процитированы все синонимы.

В третьем списке роды сгруппирөваны по географическому принципу. Однако этот список наименее интересен, поскольку используются трудносравнимые географические единицы. Например, соседствуют понятия «East Asia», «Himalayas», «India», «Africa», «Russia» и т. п., выделенные в качестве отдельных регионов. В силу их малой сравнимости научиая ценность списка невелика.

Интересен матернал в четвертом списке, в котором роды сгруппированы по числу видов. Я провел соответствующий подсчет по материалам списка и выяснил, что монотипных родов среди бобовых 186; родов, содержащих от двух до пяти видов, — 185; от пяти до десяти — 80; от десяти до двадцати — 91; от двадцати до нитидесити — 60; от пятидесяти до ста — 27; от ста до двухсот — 13; от двухсот до пятисот — 11; от пятисот до полутора тысяч — 3; две тысячи — 1.

Следующий, пятый по счету список охватывает роды, «признанные» Polhill и Raven в их системе. Фактически это конспект последней. Шестой список дает возможность познакомиться с фамилиями авторов, описывавших роды бобовых с 1753 по 1982 г. По моим подсчетам, в этом списке значатся имена не менее 530 ученых, включая авторов ископаемых таксонов. Следует сказать, что львиная доли описаниых родов принадлежит 7 ботаникам. Это Rafinesque, описавший 134 рода, Bentham — 122 (совместно с J. D. Hooker еще 14), A. P. De Candolle — 88, Linné — 79, Adanson — 64, Harms — 63, Medicus — 58. Britton совместно с рядом других американских ботаииков описал 76 родов. Наибольшее число «удержавшихся» в современной системе родов приндлежит Bentham, A. De Candolle и Linné.

В седьмом списке, насчитывающем 79 родов, упомянуты только ископаемые роды. Этот список представляет особый интерес для палеоботаников, я воспроизвожу его полностью.

Acaciaphyllites Berry
Acacioxylon Schenk
Acacioxylum Post & Kuntze
Adenantheroxylon Prakash & Tripathi
Aeschynomenoxylon Mueller-Stoll & Maedel
Afzelioxylon Louvet
Albizzioxylon Greguss
Albizzioxylon A. A. Nikitin
Albizzioxylon Ramanujam
Andiroxylon Mueller-Stoll & Maedel
Baphioxylon Lakhanpal & Prakash
Bauhinites Seward & Conway
Berlinioxylon Mueller-Stoll & Maedel
Brachystegioxylon Lakhanpal & Prakash
Caesalpinioxylon Schenk
Caesalpinites Saporta
Caesalpinium Schleiden
Cassioxylon Felix
Ceratoniophyllum Kirchheimer

[1] Анализу этой сводки посвящена статья Г. П. Яковлева и Р. В. Камелина (Бот. журн., 1983, т. 68, № 7, с. 958—968).

Cercidoxylon Platen
Cochliocarpus Visiani
Copaiperoxylon Mueller-Stoll ex Maedel
Cottaites Unger
Cynometrophyllum Weyland & Kilpper
Cynometroxylon Chowdhury & Ghosh
Dalbergioxylon Ramanujam
Dalbergites Berry
Dalbergites O. Kuntze
Desmodophyllum Unger
Dichrostachyoxylon Mueller-Stoll & Maedel
Diphyllites Heer
Dolichites Unger
Enantiophyllites Goeppert & Berendt
Ervites Saporta
Erythrophloeoxylon Mueller-Stoll & Maedel
Euacacioxylon Mueller-Stoll & Maedel
Faboidea Bowerbank
Falcicutis Schneider
Felixia Platen
Fichtelites Unger
Fontainea Newberry
Gleditschiacanthus Lakowitz
Gleditsioxylon Mueller-Stoll & Maedel
Ingoxylon Mueller-Stoll & Maedel
Isoberlineoxylon Lakhanpal & Phakash
Koompassioxylon Kramer
Leguminocarpon Goeppert
Leguminocarpun Dotzier
Leguminosites Bowerbank
Machaerites Andreansky
Martyia E. M. Reid
Meibomites Knowlton
Micropodium Saporta
Millettioxylon Awasthi
Mimosites Bowerbank
Mimosocarpum Andreanszky
Mimosoxylon Mueller-Stoll & Maedel
Mohlites Unger
Mucunites Heer
Pahudioxylon Chowdhury, Ghosh & Kazmi
Palaeolobium Unger
Papilionaceophyllum Kraeusel & Weyland
Papilionites Berry
Paracacioxylon Mueller-Stoll & Maedel
Peltophoroxylon Mueller-Stoll & Maedel
Phacites Colla
Phaseolites Unger
Podalyriophyllum von Ettingshausen
Podogonium Heer
Pterogynoxylon Mueller-Stoll & Maedel
Pycnolobium Saporta
Robinioxylon Mueller-Stoll & Maedel
Schmidites Schleiden
Swartzioxylon Deltell-Desneux
Taenioxylon Felix
Tamarindoxylon Ramanujam
Tetrapleuroxylon Mueller-Stoll & Maedel
Ungerites Schleiden
Zittelia Felix

Последний, восьмой сиисок содержит алфавитный перечень 41 трибы и 15 подтриб, принятых в современной системе бобовых.

Завершает публикацию небольшой список литературы, использованной Gunn при подготовке его работы.

Оценивая сделанное, остается поблагодарить американского ботаника за большой труд, вложенный им в подготовку перечня, который явится важным подспорьем в работе легуминистов.

Г. П. Яковлев.

Ленинградский химико-фармацевтический институт.

Получено 15 XI 1983.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (063) : 502.753 (47+57)

ЮБИЛЕЙНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ПРОБЛЕМЕ «ОХРАНА ЗАПОВЕДНЫХ ПРИРОДНЫХ КОМПЛЕКСОВ НА МАЛЫХ ТЕРРИТОРИЯХ» (Воронеж, 24—28 V 1983)

A. YA. GRIGORYEVSKAYA, V. N. DVURECHENSKY, A. M. SEMENOVA-TIAN-SHANSKAYA, V. N. TIKHOMIROV.
THE JUBILEE CONFERENCE «CONSERVATION OF RESERVE NATURAL COMPLEXES ON MINOR TERRITORIES» (VORONEZH, 24—28 V 1983)

С 24 по 28 мая 1983 г. в г. Воронеже и заповеднике «Галичья гора», расположенном в Липецкой обл., происходила юбилейная конференция по проблеме «Охрана заповедных природных комплексов на малых территориях». Ее проведение было приурочено к столетию научного открытия В. Я. Цингером и Д. И. Литвиновым уникального ботанического памятника среднерусской природы — Галичьей горы. Организаторами конференции были Воронежский государственный университет (ВГУ) и Московское общество испытателей природы.

Об актуальности поставленной на конференции проблемы и неугасающем интересе к уникальным ландшафтам заповедника Галичья гора свидетельствует большое число ученых, приславших свои доклады или принявших непосредственное участие в работе. 93 участника конференции представляли 5 союзных республик, 19 городов и 27 научных центров страны. Было заслушано 9 докладов на пленарных заседаниях, 11 фиксированных выступлений, обсуждено 12 стендовых докладов. Проведены экскурсии по Галичьей горе, в урочища «Быкова шея» и «Крутое».

В докладах научного руководителя заповедника **К. В. Скуфьина**, директора заповедника **А. Я. Григорьевской** и **К. Ф. Хмелева** (ВГУ) были подведены итоги столетнего изучения природы Галичьей горы и Северо-Донского реликтового района, выделены этапы этих исследований, дана оценка вклада различных ученых в изучение реликтовых комплексов, показаны перспективы развития заповедника, поставлены задачи научных исследований.

В центре внимания докладчиков находился вопрос о современном состоянии научно-исследовательской работы заповедника и об основных задачах на ближайшую перспективу. В настоящее время в заповеднике работают 8 лабораторий, оснащенных необходимым оборудованием. Руководят их деятельностью 6 профессоров и 5 доцентов биолого-почвенного и географического факультетов ВГУ. Штат научных сотрудников самого заповедника состоит из 10 человек. За две последние пятилетки заповедником издано 4 сборника научных трудов и опубликовано 80 статей в различных изданиях, а вся печатная продукция о природе заповедника составляет около 300 работ.

В числе первоочередных задач, стоящих перед заповедником, докладчики назвали:

1) увеличение заповедной территории до 5000 га (в настоящее время — 230.8 га);

2) создание буферной (охранной) зоны вокруг заповедных участков, учитывая их малые размеры;

3) организацию глубоких комплексных научных исследований с целью слежения за состоянием экосистем заповедника и разработки оптимального режима его охраны;

4) изучение современного состояния, биологии и экологии редких реликтовых видов растений с целью разработки рекомендаций по сохранению их популяций;

5) организацию музея природы Северо-Донского реликтового района;

6) решение вопроса о присвоении заповеднику статуса научного учреждения.

Был рассмотрен вопрос об увековечении имен ученых, сыгравших наибольшую роль в организации заповедника, его становлении и развитии и внесших большой вклад в познание его природы, присвоении заповеднику имени профессора В. Н. Хитрово, а Гербарию Средне-Русской возвышенности — имени профессора С. В. Голицына.

Одной из актуальных задач заповедника Галичья гора — разработке оптимального режима охраны растительности — был посвящен доклад **В. Н. Тихомирова** (МГУ) «Особенности охраны растительного покрова на малых заповедных территориях». Докладчик подчеркнул, что требования к охранному режиму заповедных территорий нуждаются в дополнительной корректировке для малых по площади заповедников. Галичья гора относится к разряду микрозаповедников. В них при соблюдении полного заповедного режима наблюдаются интенсивное внедрение рудеральных растений и интродуцентов, зарастание степных сообществ высокими мезофильными злаками, выпадение из состава травостоя ковыльных группировок, постепенное закустаривание, внедрение древесных растений, не типичных для естественных фитоценозов лесостепи. Как следствие этих изменений отмечаются постепенное снижение красочности степных группировок, уменьшение обилия некоторых видов растений, в конечном счете могущее привести к полному выпадению их из состава растительности и общему обеднению флоры.

В этой связи в докладе Тихомирова были даны рекомендации по предотвращению подобных явлений, высказано предложение о необходимости проведения серьезных научных исследований для обоснования режимов охраны разных типов растительных сообществ заповедника.

Интересные сведения, показывающие влияние животных на растительный покров охраняемых участков степной зоны, были представлены в докладе **А. Г. Воронова** (МГУ). Охраняемые участки степей, по мнению докладчика, представляют собой естественные эталонные объекты, на которых возможна постановка многолетних стационарных экспериментов при отсутствии или ограниченном влиянии антропогенных факторов. На примере 3 заповедников (Центрально-Черноземного, Наурзумского и Аскания-Нова) докладчик показал роль заповедных территорий в познании многообразия прямого и косвенного воздействия животного мира на растительность степей.

В докладе **А. К. Скворцова** (Главный ботанический сад АН СССР) «Лугово-степные элементы во флоре Брянской области» отмечено наличие в травянистых сообществах на склонах редких представителей степной флоры, охраняемых в заповеднике Галичья гора. Наблюдения автора показывают, что строгий охранный режим на небольших участках приводит к постепенному выпадению этих видов из состава лугово-степных группировок. Отмеченные факты указывают на необходимость тщательного изучения особенностей динамики лугово-степных элементов, находящихся у северной границы ареала, и на разработку специальных режимов их охраны.

В процессе изучения природы Северо-Донского реликтового района было обнаружено свыше 150 мест, в определенной мере повторяющих Галичью гору по специфике ландшафтов и составу флоры, поэтому складывается мнение, что Галичья гора — это лишь один из наиболее хорошо сохранивших естественный облик фрагментов склонового ландшафта, широко распространенных в данном регионе до его хозяйственного освоения. Эта мысль развивается в докладе **Ф. Н. Милькова** и **В. Н. Двуреченского** (ВГУ) «Галичья гора как эталон склонового типа местности Средне-Русской возвышенности». В докладе были высказаны суждения о тесной связи реликтовой флоры с наиболее чистыми карбонатными грунтами, содержащими высокий процент карбоната кальция, о повышенной пластичности данных ландшафтов, предопределенной особенностями геолого-геоморфологического фундамента и способствовавшей сохранению редких и реликтовых элементов флоры и фауны.

Рост числа заповедников на территории СССР (в настоящее время их более 140) вызывает необходимость глубоких специальных исследований специфики их природы. Очевидно, в первую очередь необходимо изучение флоры и растительности. Однако до последнего времени 70 заповедников не имеют даже полных списков флоры, а завершена эта работа не более чем в 10 заповедниках. Актуальности такого рода исследований был посвящен доклад **М. С. Боч** (БИН АН СССР) «Роль ботаников в научных исследованиях на заповедных территориях». Галичья гора, по мнению докладчика, принадлежит к числу заповедников, в которых успешно осуществлена инвентаризация флоры, активно ведутся работы по картированию растительного покрова. Докладчик обратила внимание на необходимость изучения динамики растительности.

Интересные мысли о взаимосвязи растительности Галичьей горы с почвенным покровом были высказаны в докладе **Б. Н. Ахтырцева** (ВГУ) «Почвенный покров Галичьей горы в его связи с растительностью». Автор приходит к заключению о приуроченности редких и реликтовых элементов флоры к карбонатным субстратам и почвам, высказывает оригинальную точку зрения на возраст реликтовых элементов.

В последнее время на основе тщательного изучения некоторых групп насекомых заповедника среди них обнаружен ряд видов, основные ареалы которых связаны с горными районами Кавказа, Западной Европы, Сибири. Анализируя данный факт, **К. В. Скуфьин** и **В. Т. Кузнецова** (ВГУ) в докладе «Реликтовая фауна известнякового севера Средне-Русской возвышенности» высказали мысль, что данные виды, так же как и растения, представляют собой остаточные элементы, некогда более широко распространенные по территории Русской равнины. Сочетание реликтовых растений и реликтовой энтомофауны характерно и для мелового юга Средне-Русской возвышенности. Это наводит на мысль о существовании здесь специфичных реликтовых биогеоценозов и ландшафтов. Комплексное изучение таких объектов, выявление взаимосвязей между растениями и субстратами, растениями и насекомыми позволят глубже познать историю их возникновения и развития.

Мысль о необходимости познания взаимосвязей в природных комплексах красной нитью проходила в докладе **В. И. Орлова** и **Н. В. Соколовой** (МГУ) «Заповедные территории — источник данных о закономерных изменениях взаимосвязей компонентов природы». Исходя из принципа: чем мельче территориальная единица с выявленными закономерностями хода развития ее природы, тем ярче, контрастнее и однозначнее в ней динамические процессы, авторы высказали мнение о необходимости учета влияния антропогенных факторов на природу заповедника. Лесостепная зона, в пределах которой расположен заповедник, отличается высокой степенью хозяйственного освоения. Малые по площади заповедные участки (от 19 до 100 га) в этой ситуации не могут оставаться без кардинальных изменений. Не учитывать эту особенность — значит рисковать всеми малыми заповедными территориями. Их создание должно сопровождаться одновременно осуществлением широкого круга природоохранных мероприятий на территориях, прилегающих к заповеднику.

Интересные аспекты научных исследований в пределах заповедных территорий были затронуты в фиксированных выступлениях и сообщениях, представленных в виде стендовых докладов.

Анализу наиболее раннего этапа исследования флоры Галичьей горы и становления реликтовой гипотезы Д. И. Литвинова был посвящен доклад **А. В. Бережного** (ВГУ).

А. Я. Григорьевская и **В. Н. Двуреченский** в докладе «К вопросу о подвижности флоры „сниженных Альп" Средне-Русской возвышенности» обратили внимание на то, что многие реликтовые растения региона, охраняемые в заповеднике Галичья гора, интенсивно заселяют известняковые и меловые обнажения, возникшие в результате деятельности человека. Особенно заметен этот процесс в местах, где обнажаются чистые меловые и известняковые породы с высоким содержанием карбоната кальция (более 95%). В последнее время установлено, что высокая чистота карбонатных грунтов свойственна всем наиболее насыщенным реликтовыми растениями местообитаниям Средне-Русской возвышенности. Отсутствие реликтовых видов в ряде естественных обнажений карбонатных пород, по мнению докладчиков, объясняется их загрязненностью глинами и другими нерастворимыми примесями. Наличие примесей снижает процесс растворения карбоната кальция и делает такие грунты малопригодными для произрастания типично кальцефильной флоры. Этим объясняются высокая подвижность реликтовых кальцефилов на чистых антропогенных обнажениях и их отсутствие в местах естественных обнажений карбонатных грунтов с пониженным содержанием карбоната кальция. В качестве одного из примеров, подтверждающих данное мнение, авторы приводят факт естественного зарастания котловины Логовского карьера (юг Белгородской обл.) реликтовой меловой сосной. Содержание карбоната кальция в меловых породах карьера достигает здесь 98%.

М. В. Казакова (ВГУ) на примере лесостепного флористического комплекса Липецкой обл. показала самостоятельность лесостепи, высказала свою точку зрения относительно реликтовости ряда характерных лесостепных видов растений, подчеркнула, что при решении вопроса о реликтовости отдельных элементов флоры следует учитывать совокупность факторов, явившихся причиной их редкости.

Итоги изучения хромосомных чисел и уровней плоидности у представителей семейства розоцветных, произрастающих на территории заповедника Галичья гора, освещены **С. И. Машкиным** и **И. И. Дедюлиной** (ВГУ). Полученные ими кариологические данные позволяют уточнить вопрос о происхождении ряда редких и реликтовых видов заповедника.

Процесс антропогенного изменения состава флоры заповедников Литвы за счет увеличения числа видов, не связанных с естественным ходом флорогенеза заповедных территорий, проанализирован в докладе **М. В. Ляпале** и **Л. А. Лякавичюса** (Институт ботаники АН ЛитССР). В пределах заповедников Жувинтас и Чяпкяляй, расположенных в южных районах Литвы, докладчики отметили 58 синантропных видов из 24 семейств. Особо значи-

тельных размеров синантропизация достигает в зонах контакта заповедных территорий с освоенными или нарушенными местообитаниями (насыпи, дороги, поля). В качестве мер по снижению процесса синантропизации докладчики рекомендуют оптимальный подбор буферных зон, сокращение сети дорог, ограничение посещений и др.

Влияние заповедного режима и сенокошения на состав, структуру, продуктивность и устойчивость травяных сообществ поймы р. Хопер (Хоперский заповедник) было охарактеризовано в докладе **Ю. В. Титова** (БИН АН СССР).

Выяснению влияния заповедного режима на ход сукцессионных изменений растительного покрова в пустынной зоне (Репетекский заповедник) был посвящен доклад **Ю. М. Мирошниченко** (БИН АН СССР). По мнению докладчика, нарушение сложившихся трофических связей в результате истребления диких копытных и неиспользование под выпас части территории Репетекского заповедника обусловливают в пустынях нежелательные сукцессии растительности. Ход сукцессий при отсутствии выпаса в разных зонах различен. В степной зоне при заповедности наступают олуговение и закустаривание. В пустынной зоне, в Каракумах, заповедность вызывает разрастание деструктора — пустынного мха, иссушающего почву, разрушающего структуру ценозов и приводящего к еще большей опустыненности.

Участники конференции с удовлетворением констатировали рост научного потенциала и научной продуктивности заповедника, укрепление его штатной структуры, серьезное расширение и упрочение материально-технической базы.

Было отмечено, что Галичья гора принадлежит к числу заповедников, в которых успешно выполнены задачи инвентаризации флоры и описания растительности в сочетании с серьезными исследованиями животного мира.

В целях обеспечения сохранности всего уникального ландшафтного комплекса заповедника Галичья гора и отдельных компонентов, определяющих специфику его природы, для организации более широких научных исследований была принята резолюция, в которой отмечалась необходимость одобрить деятельность заповедника Галичья гора в отношении организации охраны территории, постановки научных исследований, административно-хозяйственной работы и т. д.

А. Я. Григорьевская, В. Н. Двуреченский, А. М. Семенова-Тян-Шанская, В. Н. Тихомиров.

Воронежский государственный университет,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Московский государственный университет.

Получено 24 I 1984.

УДК 581.9 : 061.3 : 502.7

Бот. журн., т. 69, № 12

ВСЕСОЮЗНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ОХРАНЕ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ (Москва, 29 XI—1 XII 1983)

V. G. SERGIENKO. THE ALL-UNION CONFERENCE ON THE CONSERVATION OF LIVING NATURE (MOSCOW, 29 XI—1 XII 1983)

С 29 XI по 1 XII 1983 г. в Москве на ВДНХ СССР проходила Всесоюзная конференция «Охрана живой природы», организованная Главным управлением по охране природы, заповедникам, лесному и охотничьему хозяйствам Министерства сельского хозяйства СССР, Всесоюзным научно-исследовательским институтом охраны природы и заповедного дела МСХ СССР (ВНИИ Природа), а также павильоном «Охрана природы» ВДНХ СССР. Конференция была посвящена современному состоянию региональных и общих вопросов охраны, восстановления и рационального использования отдельных компонентов и целых сообществ различных почвенно-климатических зон страны и способствовала систематизации знаний и методических рекомендаций по охране растительного и животного мира.

В работе конференции приняло участие свыше 80 специалистов научно-исследовательских институтов АН СССР, академий наук союзных республик, государственных заповедников, университетов, сельскохозяйственных и педагогических вузов, ботанических садов, музеев и других учреждений и организаций. К началу конференции были опубликованы тезисы 137 заявленных коллективных и индивидуальных докладов. Тезисы отражают основные теоретические и прикладные аспекты охраны редких видов растений и растительных сооб-

ществ, объектов животного мира и раскрывают значение этой проблемы для сохранения многообразия ценофонда природных экосистем.

На конференции было заслушано 39 докладов и сообщений, в которых освещались вопросы природоохранной тематики. Отметим наиболее интересные выступления.

Часть докладов была посвящена изучению и охране редких растений и растительных сообществ. **Л. П. Миронова, В. Г. Шатко** (Карадагский государственный заповедник; Никитский ботанический сад (НБС, Ялта) на основе определения численности, состояния популяций и биологии растений рассказали об изучении более 170 редких, исчезающих и эндемичных видов флоры Карадагского заповедника и о разработанных мероприятиях по их охране и восстановлению в естественных условиях. Отмечено, что 17 видов флоры заповедника включено в «Красную книгу СССР» и 25 — в «Красную книгу УССР».

Вопросам охраны местообитаний вечнозеленой лиственной дендрофлоры Средиземноморья в Крыму был посвящен доклад **А. В. Ена** (НБС, Ялта). Реликтовая дендрофлора Крыма насчитывает 7 видов, ареалы которых совпадают в западной части южного берега полуострова — древнем ядре доплейстоценового рефугиума. Выявлена репрезентативность реликтовых местообитаний этого элемента флоры в системе особо охраняемых территорий Крыма, включающей 182 объекта, в половине которых охраняются и виды реликтовой дендрофлоры.

Доклад **С. А. Потаповой** (Главный ботанический сад АН СССР, Москва) посвящен проблеме сохранения 6 редких видов и подвидов сосен в ботанических садах СССР. Автор в условиях ГБС изучала сезонное развитие, динамику роста побегов и хвои, анатомическое строение древесины. На основании этих данных сосны кедровая, европейская и погребальная рекомендованы как перспективные для интродукции в районы средней полосы европейской части СССР, а сосны эльдарская, пицундская и Станкевича — для Крыма, Закавказья и Туркмении. Приуроченность сосны меловой к меловым почвам ограничивает ее перспективность для интродукции в другие районы.

В. Г. Сергиенко (Ленинградский НИИ лесного хозяйства) на примере флоры полуострова Канина предложил включить в региональный список растений, подлежащих охране, не только редкие, исчезающие и интенсивно используемые, но и эндемичные для европейского севера виды, а также ценные для науки виды, описанные разными авторами из классических местообитаний.

Другая серия докладов освещала вопросы изменения естественного растительного покрова при антропогенном вмешательстве в природные экосистемы. **Н. А. Рыжова** (Институт биологии Коми филиала АН СССР, Сыктывкар) представила итоги изучения горизонтальной структуры лесных фитоценозов в пределах подзоны средней тайги на территории Коми АССР. Установлено, что после вырубки происходит изменение структуры нарушенных сообществ с постепенным выпадением отдельных синузий и возвращение господствующих позиций коренным синузиям еловых зеленомошных лесов.

А. И. Сливчак (Псковский педагогический институт) осветил состояние вопроса о рациональном природопользовании в равнинных ландшафтах южной тайги на северо-западе европейской части СССР. Он отметил, в частности, что уничтожение лесной растительности на большой территории приведет к значительным безвозвратным биоэнергетическим потерям.

О биогеографическом картографировании как основе системы рационального использования растительных ресурсов рассказал **А. Н. Киселев** (Тихоокеанский институт географии ДВНЦ СО АН СССР (ТИГ), Владивосток). **В. И. Кошелев** (Алтайская лаборатория экологии ТИГ) и **Р. А. Макаревич** (ТИГ, Владивосток) доложили об изменении естественных экосистем при мелиоративных работах на Алтае и под воздействием предприятий цветной металлургии в Приморье.

Обсуждению влияния малых форм рельефа на микроклимат и продуктивность крымской нагорной луговой степи был посвящен доклад **В. В. Антюфеева** (НБС, Ялта), а **Н. В. Корнилова** (НБС, Ялта) рассказала о ландшафтно-географической характеристике и состоянии природно-территориальных комплексов на Южном берегу Крыма.

Большое место в работе конференции заняли доклады, касающиеся изучения динамики численности, размещения и охраны животных.

Выступившие в прениях отметили, что конференция способствовала обмену опытом в таком актуальном вопросе, как охрана живой природы, и выразили благодарность учреждениям, организовавшим конференцию.

В. Г. Сергиенко.

Ленинградский научно-исследовательский институт лесного хозяйства.

Получено 16 I 1984.

УКАЗАТЕЛЬ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА», т. 69 (1984)

Обзорные статьи

Оригинальные статьи

Сообщения

Новые таксоны

Флористические находки

Методика ботанических исследований

Охрана растительного мира

Числа хромосом

Потери науки

Юбилеи и даты

Критика и библиография

Хроника

Во Всесоюзном ботаническом обществе

CONTENTS

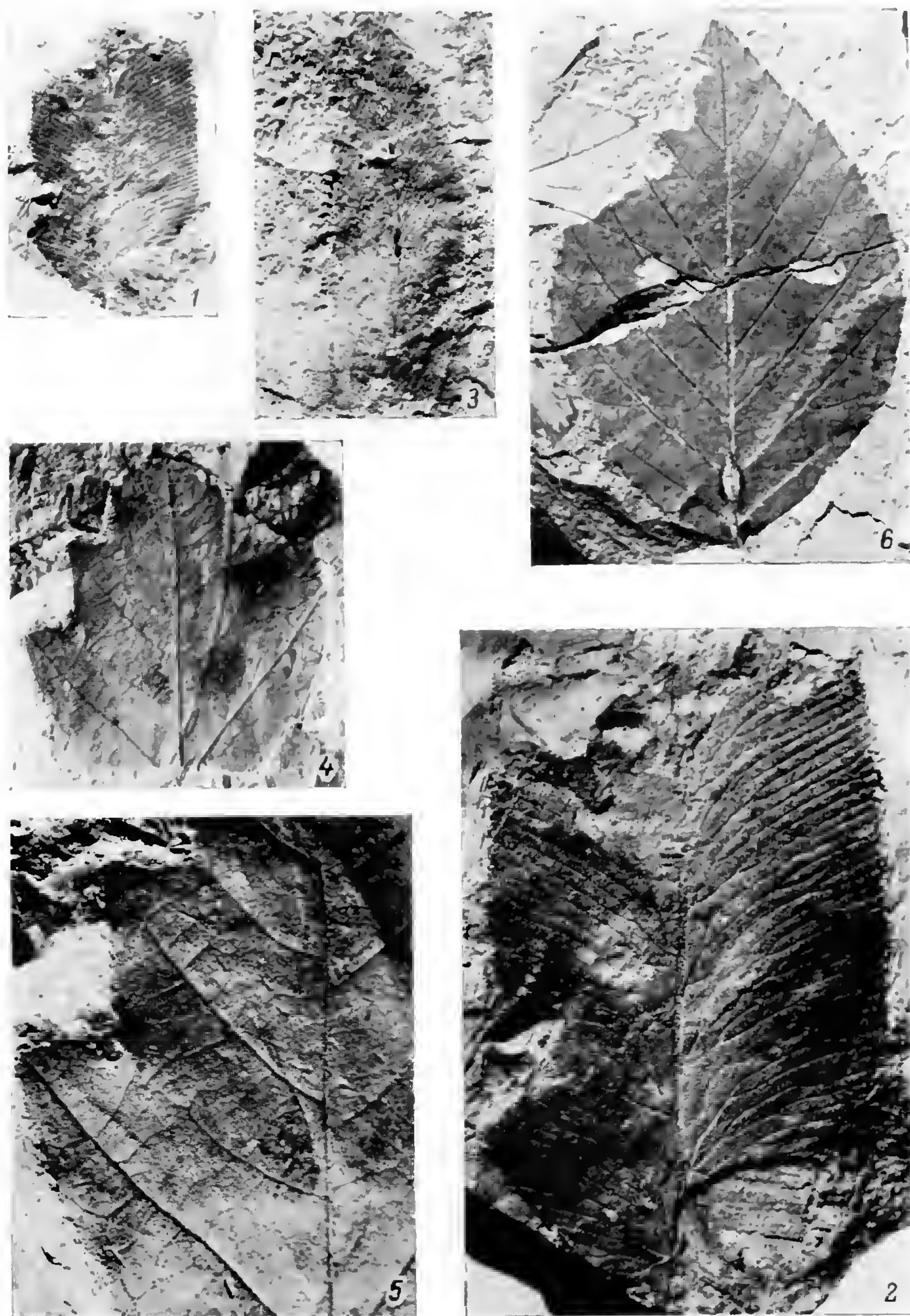


Рис. 2. *Osmunda heeri* (*1—3*), *Quercus pseudorobur* (*4*, *5*) и *Betula subpubescens* (*6*).

1 — фрагмент сегмента второго порядка, колл. 1050, обр. 11А; *2* — противоотпечаток того же образца, ×3; *3* — целый сегмент, колл. 1651, обр. 12А; *4* — фрагмент листа *Quercus pseudorobur*, колл. 1048, обр. 2; *5* — тот же отпечаток, ×2; *6* — лист *Betula subpubescens*, колл. 1048, обр. 3.

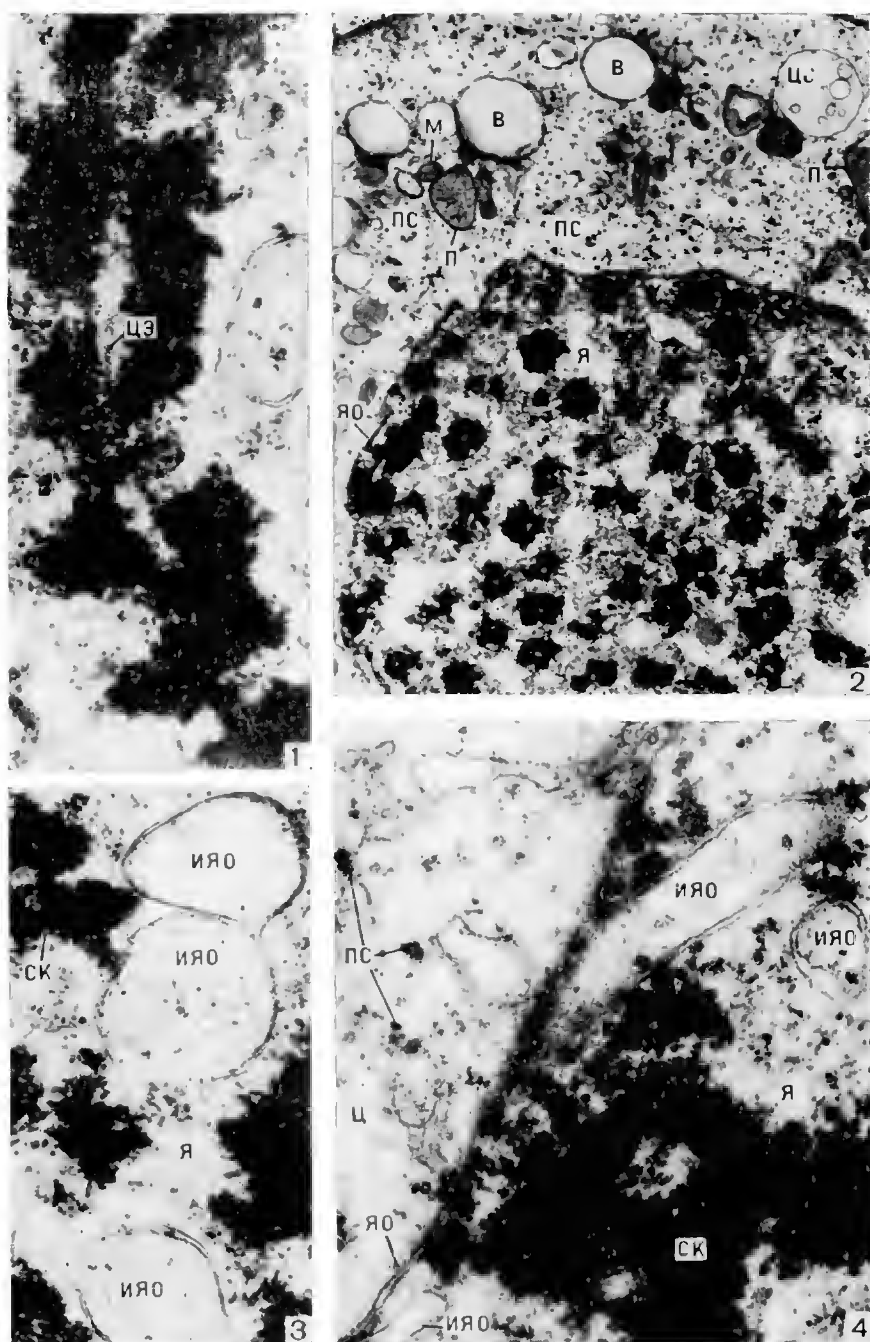


Рис. 4. Фрагменты материнских клеток спор *Psilotum nudum* на стадии пахитены.

1 — синаптонемный комплекс (*ск*) — продольный срез, ×30 000; *2* — поперечно срезанные *ск* в ядре и общий характер цитоплазмы (справа и слева в ядре — фрагменты *ск*, перерезанные продольно, ×5500); *3*, *4* — инвагинации ядерной оболочки (*ияо*), срезанные поперечно (*3*) и продольно (*4*); увел.: *3* — 21 000, *4* — 29 000. *цэ* — центральный элемент, *я* — ядро, *яо* — ядерная оболочка, *цс* — цитосома, *п* — пластида, *в* — вакуоль, *м* — митохондрия, *пс* — полисома, *ц* — цитоплазма.

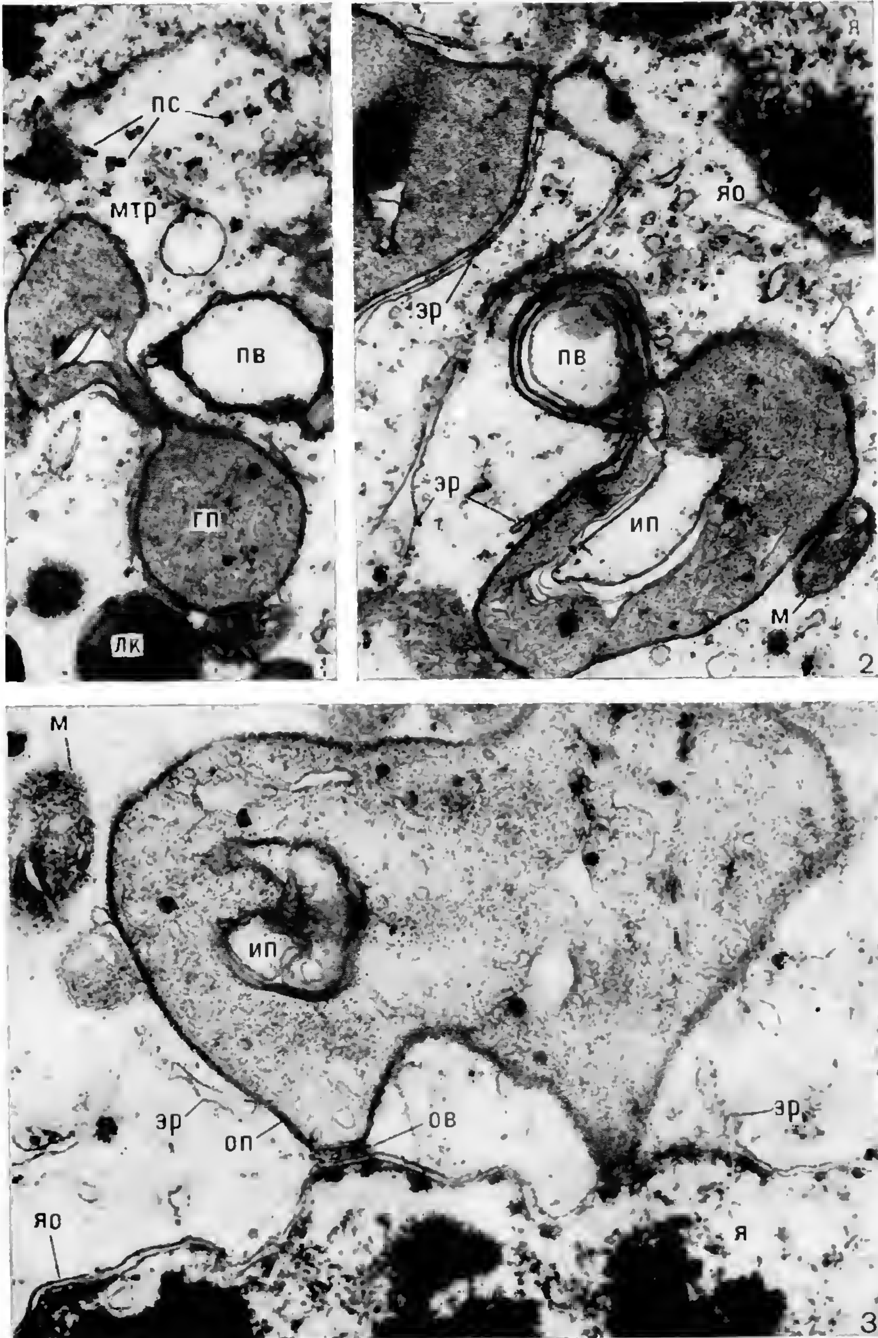


Рис. 5. Пластиды в материнских клетках спор *Psilotum nudum* на стадии пахитены.

1 — гантелевидная пластида (*гп*), *2* — чашевидная пластида, *3* — контакт пластиды с ядром. Увел.: *1* — 14500, *2* — 21000, *3* — 27000. *пв* — почковидный вырост пластиды, *лк* — липидная капля, *мтр* — микротрубочки, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *ип* — инвагинация пластиды, *оп* — оболочка пластиды, *ов* — осмиофильное вещество. Остальные обозначения, как на рис. 4.

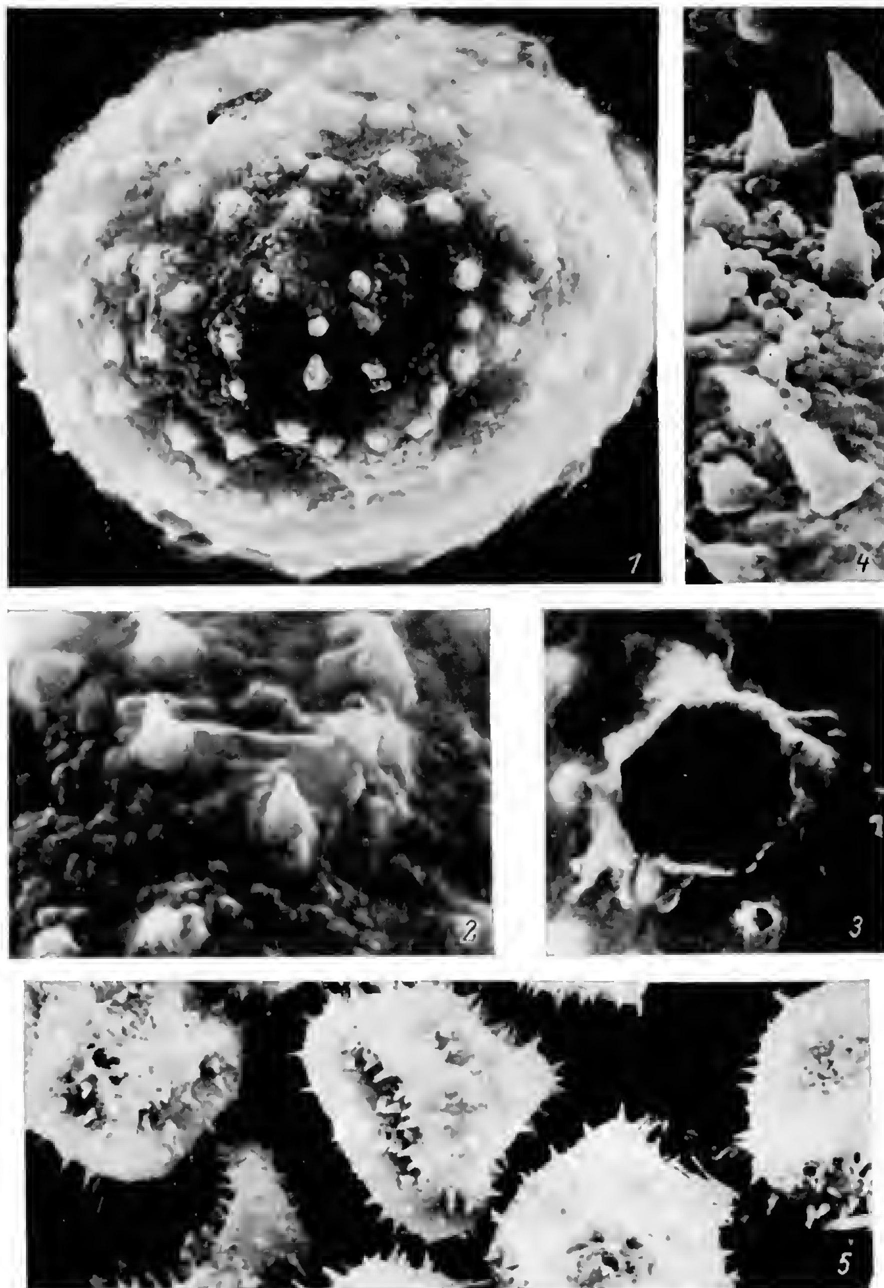


Рис. 3. *Lemna trisulca* (*1—3*) и *Spirodela polyrhiza* (*4*, *5*), обработанные спиртовым методом.

1 — общий вид пыльцевого зерна, ×4000; *2* — скульптура на поверхности экзины, ×10 000; *3* — пора, ×7 800; *4* — скульптура поверхности экзины, между шипами видна сглаженная бугорчатость и неравномерно расположенные орбикулы, ×10 000; *5* — деформированные пыльцевые зерна, ×1000.

К с. 1657

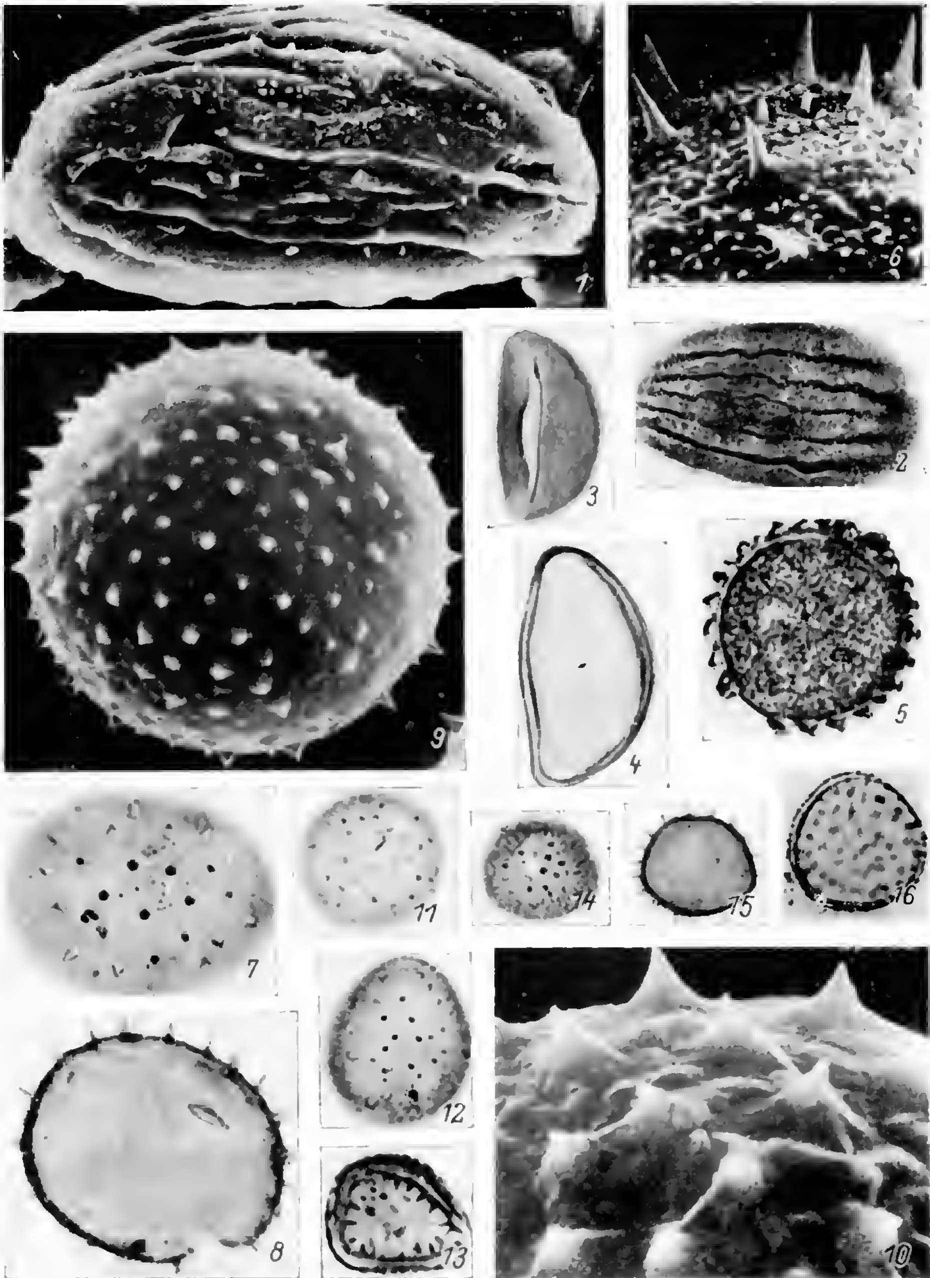


Рис. 4. *Pistia stratiotes* (*1—5*), *Gonatanthus sarmentosus* (*6—8*), *Arisaema franchetianum* (*9, 10*), *Lemna trisulca* (*11, 12*), *L. gibba* (*13*), *Spirodela polyrhiza*, (*14, 15*) *Lemna minor* (16).

1 — пыльцевое зерно с латеральной стороны; *2, 5* — с полюса и с конца; *3, 4* — с экватора и с полюса; *6, 10* — детали скульптуры; *7—9* — общий вид; 11, 12 — вид с полюса и с экватора; *13* — вид с полюса, деформированное пыльцевое зерно; *14, 15* — вид с полюса и с экватора; *16* — вид с экватора. *2—5* — обработка спиртовым методом; *3, 4, 7, 8, 11—16* — обработка ацетолизным методом. Увел.: *1* — 2400; *2—5, 7, 8, 11—16* — 1000; *6, 9* — 3000; *10* — 7500.



Рис. 3. Скопление агранулярных трубочек эндоплазматического ретикулума (*эр*) вдоль радиальной стенки.

К с. 1682

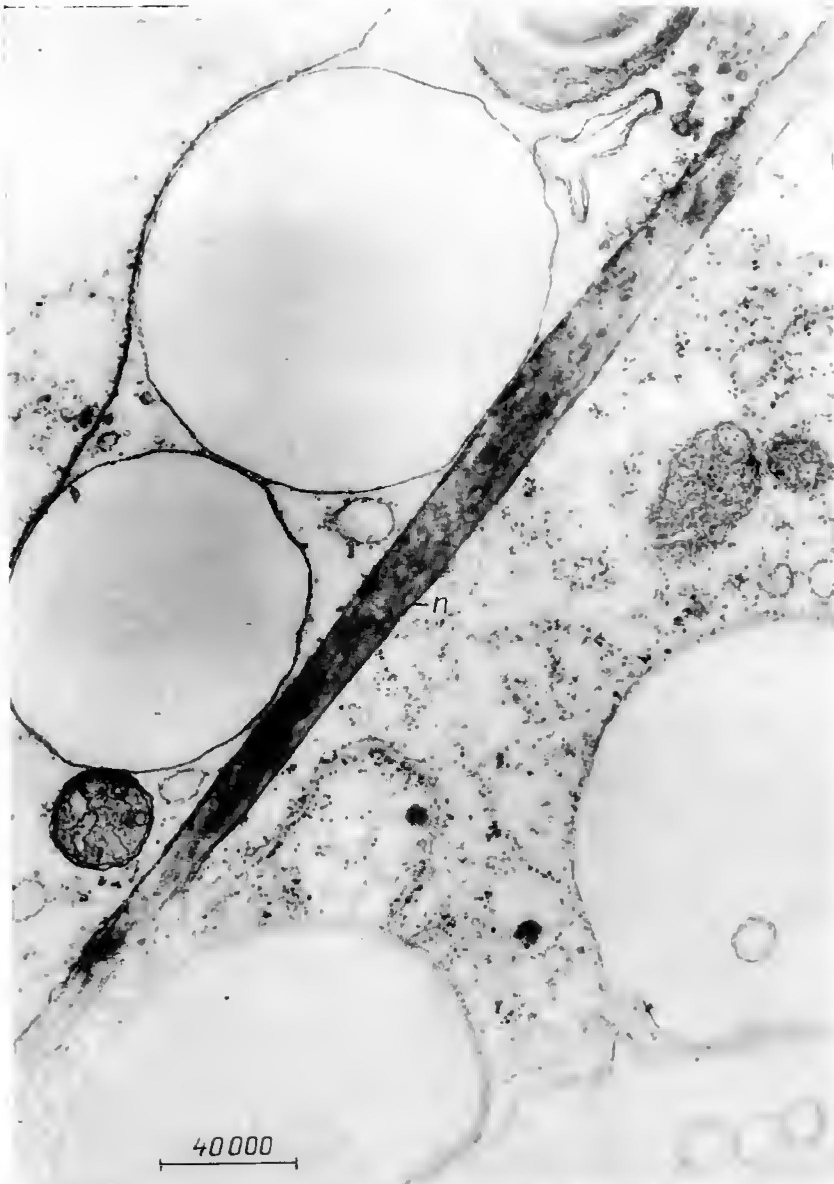
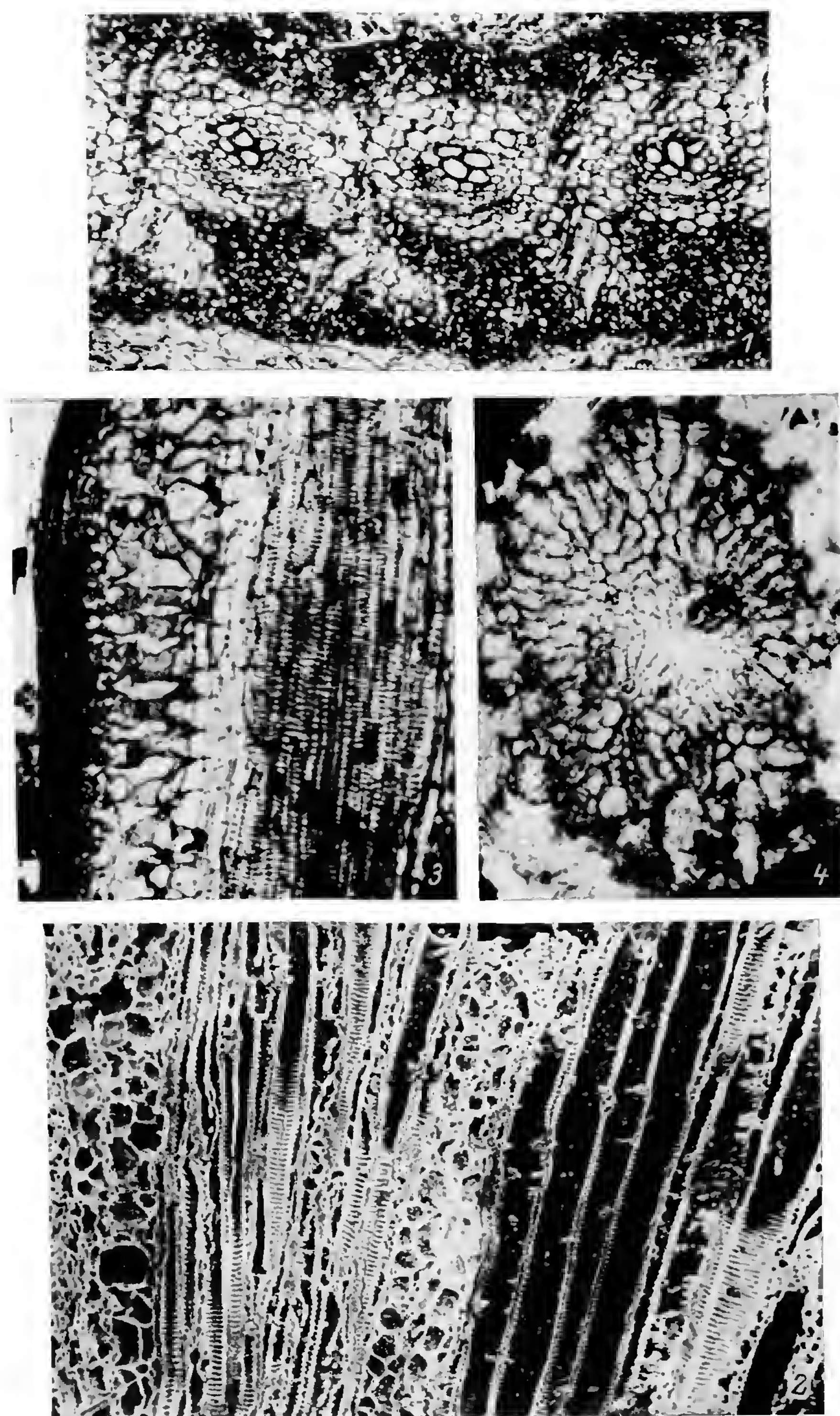


Рис. 4. Сформированный поясок Каспари.

Радиальная стенка равномерно плотная, плазмалемма (*п*) «прилипла» к клеточной оболочке.



Микрофотографии, иллюстрирующие некоторые методы анатомического изучения тканей в окаменелых торфах.

1 — участок поперечного среза листа *Cordaites principalis*. Пленка, световой микроскоп. Преп. № 861/253/5а, ×50; *2* — тангентальный срез ксилемы ризофора *Stigmaria ficoides*. Пленка, СЭМ. Преп. № 450/15/7в, ×60; *3* — участок продольного среза стерильной части спорофилла *Lepidostrobus takhtajanii*. Шлиф, световой микроскоп. Преп. № 450/15/8в[1], ×50; *4* — срез женского гаметофита в мегаспоре *Selaginellites* sp. Внизу видны архегонии. Шлиф, световой микроскоп. Преп. № 450/16/13в, ×200.

СОДЕРЖАНИЕ
